

**Demographische Altersverteilung bei
Arianta arbustorum (L.) (*Mollusca, Pulmonata*)
in Abhängigkeit von der Höhe über Meer**

Inaugural - Dissertation

zur Erlangung der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der
UNIVERSITÄT ZÜRICH

von
CHRISTIAN RABOUD
von Vionnaz (VS)

Begutachtet von den Herren
Prof. Dr. H. Burla
Prof. Dr. P. Tardent

Zürich 1986

ADAG Administration & Druck AG

**Demographische Altersverteilung bei
Arianta arbustorum (L.) (Mollusca, Pulmonata)
in Abhängigkeit von der Höhe über Meer**

Inaugural - Dissertation

zur Erlangung der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der
UNIVERSITÄT ZÜRICH

von
CHRISTIAN RABOUD
von Vionnaz (VS)

Begutachtet von den Herren
Prof. Dr. H. Burla
Prof. Dr. P. Tardent

Zürich 1986

ADAG Administration & Druck AG



Digitized by the Internet Archive
in 2026

INHALT

Einleitung	1
Material und Methoden	3
Untersuchungsgebiete	3
Sammelplätze	4
Altersbestimmung	5
Ergebnisse	9
Altersverteilung	9
Altersverteilung je Hang und Höhe über Meer	9
Westhang und Osthang im Vergleich	11
Savognin und Mittelland im Vergleich	12
Dauer des Jugendalters	13
Einfluss von Hang und Höhe über Meer	13
Vergleich zwischen Westhang und Osthang	14
Vergleich zwischen Savognin und Mittelland	15
Adultalter	16
Einfluss von Hang und Höhe über Meer	16
Vergleich zwischen Westhang und Osthang	17
Vergleich zwischen Savognin und Mittelland	18
Zunahme des Schalengewichts mit dem Alter	19
Wachstumsgeschwindigkeit und Schalengewicht	20
Altersverteilungen aufgrund leer gefundener Schalen oder mit Schalen lebender Tiere?	21
Diskussion	22
Altersbestimmung	22
Altersverteilungen	23
Sind die Altersverteilungen bei <i>Arianta arbustorum</i> mit der Life History Theorie zu erklären?	25
Zusammenfassung	27
Abbildungen	29
Tabellen	49
Literaturverzeichnis	64

Herrn Prof. Dr. H. Burla danke ich für die Unterstützung und Leitung dieser Arbeit. Meinen Dank richte ich insbesondere auch an Dr. H. Arter für die kollegiale Mitarbeit im Feld und Labor, Dr. des. E. Schatzmann und H. Künzli für die Beratung bei der EDV-Auswertung, sowie D. Meier und M. Klug für die Mithilfe im Feld. Dank gebührt auch M. Müller für die photographischen Schalenaufnahmen, S. Burla-Kiderlen für die graphischen Darstellungen, sowie den Angestellten des Zoologischen Museums, allen voran T. Meier, D. Kobelt, R. Keller, S. de Roche und B. Baur für die tatkräftige Unterstützung während der Arbeit.

Einleitung

Arianta arbustorum (L.) ist eine der häufigsten Arten von Landlungenschnecken Mitteleuropas. Ausser im Puschlav kommt sie in der Schweiz auf kalkhaltigen Böden überall vor; in den Bergen steigt sie bis gegen 3000 Meter über Meer (Bütikofer 1920, Favre 1927, Mermoz 1930). Ihre phänotypische Variabilität reicht von grossen dunkelbraunen Schalen und schwarzen Körpern im Mittelland bis zu kleinen hellen Schalen und blassen Körpern oberhalb der Baumgrenze. Die Grösse nimmt mit der Höhe über Meer ab; die Schalenfarbe hängt vom Biotop ab (Burla & Stahel 1983).

Sobald *Arianta* erwachsen ist, legt sie über mehrere Jahre hinweg Eier. Bei solchen als iteropar bezeichneten Arten wird die Fitness der lokalen Population von zwei Eigenschaften bestimmt: dem demographischen Altersaufbau, dargestellt als Vektor l_x der Ueberlebenswahrscheinlichkeit je Altersklasse x , und dem Vektor m_x der Fertilität, nämlich der Anzahl (m) bis zur Geschlechtsreife überlebender Nachkommen je Altersklasse x . Je nach l_x und m_x berechnet sich sodann nach der Eulerformel

$$1 = \sum l_x m_x e^{-rx}$$

die Rate r des Wachstums der Population. Ist der Parameter r grösser als null, wächst die Population, und zwar umso schneller, je grösser r ist.

Es ist nun anzunehmen, dass sowohl l_x und m_x wie auch r bei *Arianta* nicht einheitlich sind, sondern variieren.

Bergpopulationen sind übers Jahr anderen klimatischen Bedingungen ausgesetzt als Talpopulationen. Im Mittelland dauert die Vegetationsperiode rund sieben Monate, von März bis September, am Berg auf 2500 Metern um die drei

Monate, von Mitte Juni bis Mitte September, also weniger als halb so lang. Unter der Annahme, dass die Art mit ihrer "life history strategy" auf die klimatischen Bedingungen reagiert (Newell 1964, Russel-Hunter 1978, Riddle 1983), ergeben sich folgende Hypothesen:

- Auf dem Berg ist die maximale Lebensdauer grösser und ausgeglichener als im Tal. Im Mittelland, wo *Arianta* eine längere Vegetationsperiode zum Wachsen zur Verfügung hat, wächst die Schale pro Jahr schneller und die Schnecke erreicht die Geschlechtsreife früher als bei Artgenossen am Berg. Eine Bergpopulation verteilt Zeit und Energie für die Reproduktion auf mehr Jahre, sie wird älter.

- Das rauhe Klima auf dem Berg verlangt, dass der reproduktive Aufwand grösser ist als im Tal: Eier auf dem Berg sind relativ zum Elterntier grösser und ihre Ueberlebenswahrscheinlichkeit steigt mit zunehmendem Volumen. Dagegen enthalten die Gelege weniger Eier als im Tal.

- Wo in den Bergen die Umweltbedingungen kurzfristig schlecht werden, kann ein allzu grosser reproduktiver Aufwand zur Katastrophe führen, indem kein Ei bis zum Schlüpfen überlebt. Wird die Anzahl der Eier auf mehrere, zeitlich gestaffelte Gelege verteilt, steigt die Wahrscheinlichkeit, dass Junge überleben und selber erfolgreich reproduzieren können.

Auf die Fertilität m_x wird in einer anderen Studie eingegangen. Meine Aufgabe beschränkt sich auf die Ueberlebenswahrscheinlichkeit l_x von alpinen Populationen im Vergleich mit Populationen aus dem Mittelland.

Material und Methoden

Untersuchungsgebiete

Proben von *Arianta arbustorum* wurden 1983 und 1984 im Oberhalbstein (Kanton Graubünden) und 1984 im nordöstlichen Teil des Mittellandes gesammelt (Abbildung 1).

Sammelgebiet im Oberhalbstein war die Gegend um Savognin, wo der westliche Berghang gleichmässig sanft geneigt und von Moränenschutt, der an mehreren Stellen durch Rutschungen aufgerissen ist, fast vollständig bedeckt ist. Rodungen haben die Baumgrenze seit dem letzten Jahrhundert um 200 Meter auf knapp 2000 Meter über Meer gesenkt (persönliche Mitteilung von R. Peterer, Lenzburg). Am steil abfallenden Osthang dominieren oberhalb 2000m Moränen-, unterhalb der Baumgrenze Block- und Bergsturzschutt. Beide Hänge sind tektonisch durch eine darunterliegende Schichtplatte, dem Flysch, gekennzeichnet. Der Gipfel des Piz Martegnas besteht aus Ophiolit, der Piz Mitgel und die Corn da Tinizong aus Dolomit und Kalk, unterlagert von Schiefer (Staub 1925, Ziegler 1956).

Die Untersuchungsgebiete des Mittellandes sind von eiszeitlichem Moränenschutt bedeckt (Spicher 1976).

Sammelplätze

In Savognin wurde an beiden Hängen an je fünf Plätzen in Höhenabständen von 300 bis 400 Metern gesammelt (Tabelle 1 und Abbildung 2). Am Osthang lag Platz 8 mangels günstiger Plätze nur 190 m höher als Platz 7. An fast allen Sammelplätzen waren die Populationen dicht: an Bachufern (Plätze 2,4,6,7), auf feuchten Wiesen (1,9), entlang von Rinnsalen (8,3) oder auf trockenen alpinen Weiden (5,10). Als einzige wurde Probe 3 in bewaldetem Gebiet aus einer Waldschneise genommen.

An den Plätzen 2, 7 und 8 wird einmal, an den Plätzen 1 und 6 zweimal jährlich gemäht. Die Plätze 4 und 9 liegen in einem Gebiet, das während der Sommermonate von Rindern beweidet wird.

Insgesamt wurden im Raum Savognin 1026 adulte Schnecken gesammelt (Tabelle 1). Zum Vergleich dienten zwei Proben aus dem Schweizerischen Mittelland: vom Zürichberg auf dem Gebiet der Stadt Zürich (Platz 11) und vom Ufer des Nussbaumersees (Platz 12). Die Probe vom Zürichberg stammt aus einem unterholzarmen Buchenwald, die Probe beim Nussbaumersee vom baumbestandenem Ufer eines Zuflusses. Für eine vollständige demographische Altersverteilung müssten die Juvenilen und Subadulten beim Sammeln einbezogen werden. Weil aber die Juvenilen im Vergleich zu den Adulten schwerer zu erfassen sind und sich tagsüber meist versteckt unter Grasbüscheln und Erdklumpen aufhalten, die Subadulten zudem zu anderen Zeiten aktiv sind, wurde bewusst auf diese zwei Stadien verzichtet und deshalb eine statische Altersverteilung der Adulten in Betracht gezogen.

Die Grösse der Sammelplätze variierte je nach Ort (Tabelle 1): an feuchten Plätzen (1,2,3,4,6,7,8) waren sie kleiner als an trockenen (5,9,10,11,12). *Arianta* überbrückt Wärmeperioden in Trockenstarre meist in der Erde versteckt oder an Pflanzen hängend. In den überdurchschnittlich warmen Som-

monaten 1983 und 1984 trug diese Eigenschaft dazu bei, dass beim Sammeln nur wenige Schnecken gesehen wurden, worauf die Sammelplätze grösser angelegt werden mussten.

Um das Sammeln von Geschwistern zu vermeiden, wurden an jedem Sammelplatz Linien im Abstand von zwei Metern abgesteckt und je einmal abgeschritten. Nach jedem meterlangen Schritt wurden die Schnecken aufgelesen, die links und rechts in Griffweite lagen. An Orten sehr hoher Dichten (Plätze 1,4,6,7 und 10) wurden jeweils höchstens vier Individuen aus der Menge aufgelesen.

Gesammelt wurde meistens morgens zwischen 6 und 10 Uhr oder abends zwischen 18 und 21 Uhr.

Altersbestimmung

A. arbustorum benötigt wie die Arten von *Cepaea* (Richardson 1975, Wolda 1970, Oosterhoff 1977) je nach Ort mehrere Jahre, bis sie zur geschlechtsreifen Grösse herangewachsen ist. Der Wachstumsprozess wird jedes Jahr zwischen Herbst und Frühling unterbrochen. Diese Zeit überbrückt sie in Winterruhe, um im Mittelland gegen Ende März wieder aktiv zu werden. Den jährlichen Wachstumsunterbruch erkennt man auf der Schalenoberfläche an scharfen, hellen und durchgehenden Linien oder Zonen (Abbildung 3), auf denen das Mittelband – falls vorhanden – aufgelöst ist oder fehlt.

Hinzu kommen regelmässig noch andere Wachstumsunterbrüche, die aber nur durch eine schmale Linie auf der Schale mehr oder weniger scharf abgegrenzt sind: man kann sie als Folge einer Ruhepause zur Zeit der Eiablage oder einer Aestivation während trockener Wärmeperioden deuten. Durch Auszählen der winterlichen Wachstumsunterbrüche, wie die erstgenannten Unterbrüche genannt werden, kann das subadulte Alter der Schnecke in Jahren bestimmt werden.

Bei *Arianta* wächst die Schale bis zur Geschlechtsreife. Erwachsene Individuen erkennt man am aufgeworfenen Mundsaum der Schale (Abbildung 4). Mit zunehmendem Alter wird das Hypostrak (Oldham 1934) adulter Schnecken durch innere Kalkanlagerungen - besonders deutlich an der Lippe - schwerer. Mikroskopisch betrachtet sind es Schichten; eine Schicht entspricht einem Jahr. Je älter ein Tier ist, umso dicker wird die Lippe und umso weisser die Schalenoberfläche zwischen den seitlichen Lippenansätzen. Aus der Anzahl winterlicher Wachstumsunterbrüche, vermehrt um die jährlichen Zuwachsschichten, erhält man das Alter der Schnecke.

Schon früh (Taylor 1914, Ueberblick in Comfort 1957) versuchte man die Lebensdauer von Schnecken zu ermitteln. Doch blieben diese Studien auf die Höchstlebensdauer unter natürlichen und künstlichen Bedingungen beschränkt.

Altersverteilungen bei Mollusken wurden bisher mittels (i) Grössenverteilungen (Baker 1968, Cain & Currey 1968, Williamson 1975), (ii) Wachstumsunterbrüchen (Barker 1964, Bretos 1980, Van der Spoel 1958, Williamson & Kendall 1981) oder (iii) Fang-Wiederfangmethoden (Kennish 1978, Roberts & Hughes 1981, Wilbur & Owen 1964) analysiert. Die ersten zwei Methoden sind für Arten mit determiniertem Wachstum nicht anwendbar (Comfort 1957). Haskin (1955) wies zudem auf die Schwierigkeiten von Altersschätzungen aufgrund von Grössenverteilungen oder Wachstumsunterbrüchen hin. Beide ermöglichen hingegen, bei Landgastropoden Wachstumsgeschwindigkeiten zu untersuchen (Oosterhoff 1977, Wolda 1970). Verschiedentlich wurde bei *Cepaea nemoralis* versucht, die Abnützung des Periostraks mit dem Alter zu korrelieren (Goodhart 1962, Williamson 1975, 1976, Williamson, Cameron & Carter 1977).

Mittels Schliffserien konnte bei Muscheln nachgewiesen werden, dass innere Schalenschichten jährlichen Inkrementen entsprechen (Barker 1964, Rhoads & Pannella 1970). Heute können auf diese Weise Altersbestimmungen bei Muscheln routinemässig durchgeführt werden (Rhoads & Lutz 1980). Trotz der

Verschiedenheiten im Schalenwachstum zwischen Muscheln und Schnecken - fast alle Muscheln wachsen lebenslänglich, die meisten Landschnecken nur bis zur Geschlechtsreife - ist das Postulat nach inneren Zuwachsschichten vermehrt diskutiert worden (Pollard 1973, 1975, Pollard et al. 1977), nachdem schon Rensch (1932) auf ein sekundäres Dickenwachstum bei einer Anzahl von Heliciden hingewiesen hatte. In jüngster Zeit konnte bei *Helix pomatia* der jährliche Zuwachs des Hypostraks bestätigt werden (Falkner 1983).

In der Regel sind Schalen von *A. arbustorum* in den Wäldern des Mittellandes gross und braun, an alpinen Berghängen klein und gelblich (Burla und Stahel 1983). Winterliche Wachstumsunterbrüche sind auf dunkeln Schalen leichter erkennbar als auf hellen. Dies gilt vor allem für die innersten Schalenumgänge. Mit einer Kaltlichtquelle, in deren Strahlengang die leeren Schalen gehalten werden, können auch bei helleren Schalen winterliche Wachstumsunterbrüche erfasst werden (Abbildungen 5 und 6). Bei geeignetem Einfall des Lichts erscheinen sie als dunkle, dünne Linien.

Zur Abklärung und Kontrolle der Anzahl innerer Zuwachsschichten je Jahr wurden von sechs Individuen, die ich im Juli 1984 wiederfand, nachdem sie 1981 mit mehreren Hundert als Subadulte im Feld markiert worden waren (B.Baur, in litt.), Dünnschliffe angefertigt. Alle zeigten drei Schichten. Dies entspricht einem Zuwachs von einer Schicht pro Jahr.

Um Dünnschliffe herzustellen, wurden die Schnecken zuerst bei -20°C tiefgekühlt. Nach dem Auftauen lässt sich der Körper leicht mit einer Pinzette herausnehmen. Die nummerierten Schalen wurden vertikal zur Spindelachse zirka 2 bis 3 Millimeter hinter der Lippe mit einer Bogensäge halbiert. Je nach Schalengrösse konnten zwischen fünf und zehn solcher Teilstücke in Behältern aus Polyäthylen von 25,5 mm x 18 mm Grösse mittels Plastilinfüssen aufgesetzt werden. Als Einbettungsmittel wurde ein transparenter Marmorkitt (AKEMI) der Louis Bettler AG in Eggenwil benützt. Nach Zugabe des Härters waren die Behälter innert zehn Minuten für die Weiterverarbeitung bereit. Die

herausgenommenen Schalenblöcke wurden auf einem LEITZ-Sägemikrotom 1600 eingespannt und 50µm dick geschnitten.

Das Sägemikrotom besteht aus einer diamantbeschichteten Innenlochsäge. Das an der Schneidekante ca. 300µm dicke Sägeblatt wird von einem Motor mit einer konstanten Geschwindigkeit von 600 U/Min angetrieben. Die Vorschubgeschwindigkeit des Objekts kann variiert werden. Während des Sägevorgangs wird Wasser zugeführt, welches die durch Reibung entstehende Wärme und das Sägemehl abführt.

Die Oberfläche der angefertigten Schliffe ist so glatt, dass sich eine Politur für eine mikroskopische Weiterverarbeitung erübrigt. Nach dem ersten Grobschnitt wurde die Schnittfläche mit einem Deckglas mittels Cyanacrylat-Schnellkleber überklebt, um ein Zerreißen der Schnitte durch Kühlwasser und Fliehkraft zu vermeiden. Die in Eukitt eingebetteten Schnitte können unter einem Phasenkontrastmikroskop mit eingebauten Polarisationsfiltern analysiert werden (Abbildungen 7 bis 9). Da das Hypostrak bei der Lippe dicker ist als weiter hinten (Abbildungen 10 und 11), erfolgte die Auszählung der Schichten unmittelbar an den seitlichen Lippenansätzen (Abbildungen 7 und 8). Um eine sichere Bestimmung der Anzahl Schichten zu ermöglichen, wurden von jeder Schale jeweils drei bis fünf Schliffe hergestellt und miteinander verglichen.

Ergebnisse

Altersverteilung

Auf eine Aenderung der klimatischen Bedingungen reagiert eine Art mit einer Aenderung in ihrer Life History (Newell 1964, Cain 1983, Calow 1983). Es ist deshalb anzunehmen, dass *Arianta* mit zunehmender Höhe im Durchschnitt älter wird, und zwar umso ausgeprägter, je grösser die Unterschiede in der Höhe, Exposition und Hangneigung zwischen untersuchten Populationen sind. Zudem dürfte sie auf der Schattenseite älter werden als auf der Sonnenseite.

Altersverteilung je Hang und Höhe über Meer.

Die Altersverteilung von den fünf Proben, die am Westhang bei Savognin gesammelt wurden, ist in Abbildung 12 dargestellt. Mit zunehmender Höhe verschiebt sich die Altersverteilung nach rechts. Mit zwei Ausnahmen (Plätze 2 und 4) werden die Individuen höher gelegener Proben signifikant älter als tiefer gelegener (Mann-Whitney U-Test, $0.0002 \geq p \geq 0.0001$, Tabelle 2). Auf dem Gipfel liegt der Modus bei Altersklasse 8, im Tal bei Altersklasse 6; für die Mediane betragen die entsprechenden Werte 7.6 und 5.1 Jahre. Das Mindestalter beträgt auf dem Gipfel 5 Jahre, im Tal 2 Jahre. Auf dem Gipfel erreicht eine Schnecke mit 17 Jahren das Höchstalter, im Tal mit 10 Jahren. Die Anzahl Altersklassen nimmt - Probe 2 ausgenommen - konstant von 9 im Talboden auf 13 auf dem Gipfel zu.

Die Proben zwischen Gipfel und Talboden folgen dem Trend unterschiedlich. Bei den Proben 3 und 4 sind die Mediane fast gleich gross; im paarweisen Vergleich unterscheiden sie sich nicht (Tabellen 2 und 8) und der Modus liegt für beide Höhenstufen bei Altersklasse 7. An den zwei Plätzen dauert die Vegetationsperiode gleich lang: Platz 3, der in einer Waldschneise liegt, apert etwa zur gleichen Zeit aus wie der sonnenexponierte Platz 4.

Bei Probe 2 kommen die jüngsten Jahrgänge vor und sind stark vertreten, und die Altersverteilung ist schmaler als bei den andern Proben.

Aus Tabelle 5, die alle relevanten demografischen Vektoren enthält, ist ersichtlich, in welchem Alter die Hälfte der Population stirbt. Auf dem Gipfel trifft dies nach acht Jahren ein, auf dem Talboden nach fünf Jahren. Zudem sind die Mortalitätskurven mit abnehmender Höhe steiler (Abbildung 21).

Auch am Osthang werden die Schnecken mit zunehmender Höhe älter (Abbildung 13). Mit einer Ausnahme (Platz 8 zu 7), wo sich die Proben nicht unterscheiden, werden die Schnecken höher gelegener Proben gegenüber tiefer gelegener signifikant älter (Mann-Withney U-Test, $0.02 \geq p \geq 0.0001$, Tabelle 2). Auf dem Talboden liegt der Modus bei Altersklasse 3, auf dem Gipfel bei Altersklasse 7. Der Median beträgt auf dem Talboden 3.6 Jahre, auf dem Gipfel 8.6 Jahre, auf den mittleren Höhenstufen 4.2, 4.4 und 4.7 Jahre. Das Mindestalter eines Individuums steigt konstant von 2 Jahren im Talboden auf 4 Jahre auf dem Gipfel an, das Höchstalter von 10 auf 15 Jahren (Tabelle 9). Im Durchschnitt nimmt die Anzahl Altersklassen mit der Höhe zu. Auf dem Gipfel lebt nach acht Jahren noch die Hälfte der Population, auf dem Talboden nach vier Jahren, an den anderen drei Plätzen liegen die Werte dazwischen. Die l_x - und d_x -Werte nehmen auf dem Gipfel kontinuierlicher ab als auf dem Talboden (Tabelle 6, Abbildung 21).

Abbildung 4 zeigt die Altersverteilung bei den zwei Proben aus dem Mittel-land. Trotz des geringen Höhenunterschiedes zwischen den beiden Plätzen sind die Altersverteilungen verschieden (Mann-Withney U-Test, $p \leq 0.0001$,

Tabelle 2). Der Modus liegt bei Probe 11 bei Altersklasse 5, bei Probe 12 bei Altersklasse 4. Bei Probe 11 beträgt der Median 4.5 Jahre, bei Probe 12 sind es 3.6 Jahre. Zusätzlich zeigt Probe 11 bezüglich der Anzahl Altersklassen, des Altersbereichs und des Mindestalters Unterschiede von mindestens einem Jahr (Tabelle 10). Die Hälfte der Individuen stirbt am Platz 11 zwischen dem vierten und fünften Jahr, am Platz 12 zwischen dem dritten und vierten (Tabelle 7).

Westhang und Osthang im Vergleich.

In drei von fünf Vergleichen von alpinen Proben gleicher Höhenstufen werden die Schnecken am Westhang älter als ihre Artgenossen am Osthang (Mann-Whitney U-Test, $0.05 \geq p \geq 0.001$, Tabelle 13); die Mediane unterscheiden sich um 1 bis 1 1/2 Jahren. Die beiden Gipfelproben sind nicht verschieden: der Median beträgt 7.6 Jahre am Westhang und 8.1 Jahre am Osthang. Der Altersbereich ist am Westhang breiter als am Osthang (Tabellen 8 und 9). Zwischen 1550 und 1850m hat es bei allen Proben weniger Altersklassen als auf dem Talboden.

Vergleicht man jeweils eine höher gelegene Probe am Westhang mit einer tiefer gelegenen am Osthang und umgekehrt, sind zwanzig Vergleiche möglich. Bei 15 der Vergleiche unterscheiden sich die Altersverteilungen höher gelegener Proben von tiefer gelegenen (Tabelle 2). In 4 Fällen werden die Schnecken auf tieferen Höhenstufen am Westhang älter oder gleich alt wie höher gelegene am Osthang (Mann-Whitney U-Test, $0.05 \geq p \geq 0.0001$, Tabelle 13). Am Osthang werden die Schnecken nur in einem Vergleich älter als am Westhang.

Savognin und Mittelland im Vergleich.

Der Einfluss von Exposition und Biotop auf die demographische Alterszusammensetzung zeigt sich im Vergleich der alpinen Proben mit denen vom Mittelland (Tabelle 15). Die Schnecken aus dem Zürichbergwald (Platz 11) werden älter als ihre Artgenossen am Platz 6 und, allerdings mit abnehmender Wahrscheinlichkeit, gleich alt wie diejenigen von Probe 7, 8 und 9 am Osthang. Auffallend ist auch, dass die Schnecken von Probe 12 gleich alt oder sogar älter werden als Schnecken der montanen Stufe.

Die Vergleiche zeigen, dass *Arianta* im Durchschnitt mit zunehmender Höhe über Meer älter werden kann. Dass noch andere Faktoren mitspielen, zeigt Probe 2, deren Altersverteilung sich nicht ins höhenabhängige Muster einfügt. Am sonnenexponierten Westhang sind die Altersverteilungen im Durchschnitt mehr nach rechts verschoben als am schattigen Osthang. Selbst auf tieferen Höhen können Schnecken älter werden als auf höheren des Gegenhangs. Die Individuen aus dem Mittelland werden zum Teil gleich alt oder sogar älter als ihre Artgenossen zwischen 1600 und 2200 m über Meer am Osthang.

Dauer des Jugendalters

Wenn *Arianta* aus der Winterruhe erwacht, baut sie an der Schale weiter. Wird sie dann erwachsen, schliesst sie die Schale innert drei Wochen mit einer Lippe. In tiefen Höhenlagen des Mittellandes ist zu erwarten, dass die Schnecke schneller wächst als auf Höhen, wo das Klima rauher ist. Schnecken an früh ausapernden Hängen sollten auch früher geschlechtsreif werden als solche an Schattenhängen oder in bewaldetem Gebiet.

Einfluss von Hang und Höhe über Meer.

Am Westhang (Abbildung 15) kann *Arianta* auf dem Talboden schon nach dem zweiten und dritten, auf dem Gipfel erst zwischen dem vierten und siebten Winter erwachsen werden. Sie benötigt auf höher gelegenen Plätzen signifikant mehr Jahre, um erwachsen zu werden, als auf tiefer gelegenen, mit Ausnahme von Probe 2 (Mann-Withney U-Test, $p < 0.001$, Tabelle 3). Der Median verschiebt sich von 2.5 Jahren im Tal auf 5 Jahre auf dem Gipfel. Die Altersklassen sind auf dem Gipfel symmetrischer glockenförmig verteilt als auf anderen Höhen (Tabelle 11).

Die Proben von den drei mittleren Höhenstufen zeigen ein ähnliches Bild wie dasjenige der Altersverteilungen im letzten Kapitel: die Schnecken von Probe 4 werden mehrheitlich im vierten Sommer erwachsen, diejenigen von Probe 3 im vierten und fünften. Dennoch sind sie voneinander nicht signifikant verschieden (Mann-Withney U-Test, $p > 0.02$); im Durchschnitt benötigt *Arianta* im Wald 3.5 Jahre, am südexponierten Platz 3.3 Jahre bis zur Geschlechtsreife (Tabelle 11).

Auch am Osthang (Abbildung 16) benötigen Schnecken auf höher gelegenen Plätzen im Durchschnitt mehr Zeit bis zur Geschlechtsreife als auf tiefer gelegenen. (Mann-Withney U-Test, $0.0001 \geq p \geq 0.01$, Tabelle 3). Gesamthaft wirkt der Trend kontinuierlicher als auf dem Westhang (Tabelle 11). Während im Tal *Arianta* im zweiten Lebensjahr erwachsen werden kann, wird sie es auf 2500 m frühestens im vierten. Der Median verschiebt sich von 2.2 Jahre im Tal zu 5.5 auf 2500 Meter Höhe. Die Anzahl juveniler Altersklassen nimmt mit der Höhe zu. Auf dem Gipfel sind sie gleichmässiger verteilt.

Die Proben aus dem Mittelland unterscheiden sich in der Dauer des Jugendalters voneinander (Mann-Withney U-Test, $p > 0.001$, Tabelle 3, Abbildung 17). *Arianta* vom Zürichbergwald (Platz 11) benötigt im Durchschnitt sechs Monate mehr, um adult zu werden. Für Probe 11 beträgt der Median 2.1, und für Probe 12 beträgt er 2.5 Jahre (Tabelle 11).

Vergleich zwischen Westhang und Osthang.

Auf gleichen Höhenstufen dauert das Jugendalter am Osthang länger als am Westhang. Auf dem Gipfel brauchen die Schnecken am Osthang im Durchschnitt $5 \frac{1}{2}$ Jahre, am Westhang 5 Jahre bis zur Geschlechtsreife; bei Probe 10 sind im sechsten Lebensjahr erst 50% der Individuen erwachsen, bei Probe 1 bereits 75%. An beiden Orten wird *Arianta* frühestens im vierten Lebensjahr erwachsen, am Westhang spätestens im achten, am Osthang sogar im neunten (Tabelle 11).

An den übrigen vier Plätzen benötigen indessen - trotz der Südexposition - die Schnecken vom Westhang in drei Fällen mehr Zeit bis zur Geschlechtsreife (Mann-Withney U-Test, $0.003 \geq p \geq 0.001$).

Werden je zwei verschieden hoch gelegene Proben des West- und Osthanges miteinander verglichen, so werden in 16 von 20 möglichen Vergleichen die Schnecken tiefer gelegener Proben früher erwachsen als höher gelegener

(Tabelle 3). Dreimal werden Schnecken auf montaner Stufe älter als auf subalpinen. (Mann-Whitney U-Test, $0.05 \geq p \geq 0.0001$, Tabelle 14).

Vergleich zwischen Savognin und Mittelland.

Der Vergleich zeigt ähnliche Ergebnisse wie für die Altersverteilung im letzten Kapitel. In Probe 11 brauchen die Schnecken länger oder zumindest gleich lang, um erwachsen zu werden, wie auf den unteren Höhenstufen am Ost- und Westhang (Tabelle 17).

Die zweite Mittellandprobe benötigt gleich viel Zeit wie Probe 2 bis zur Geschlechtsreife.

Zusammenfassend zeigt sich, dass auf dem Gipfel bei *Arianta* die Jugendzeit länger dauert als im Tal. Auf der submontanen und montanen Stufe sind die Unterschiede weniger deutlich als auf der subalpinen und alpinen. Auf 2600 m über Meer wird *Arianta* frühestens im vierten Lebensjahr erwachsen, im Tal auf 1200 m im zweiten. Am Schattenhang benötigt sie nicht unbedingt mehr Zeit bis zum Adulttier als am Sonnenhang.

Adultalter

Wenn *Arianta* die Geschlechtsreife erreicht hat, wächst ihre Schale nicht mehr, doch verdickt sich in jedem folgenden Lebensjahr das Hypostrak um eine Schicht. Durch Auszählen dieser Zuwachsschichten kann das Adultalter festgestellt werden. Es war zu erwarten, dass *Arianta* mit zunehmender Höhe über Meer länger adult ist.

Einfluss von Hang und Höhe über Meer.

Obwohl die Lebenserwartung e_x von 4.4 Jahren auf dem Gipfel bis zu 3.1 Jahre auf dem Talboden kontinuierlich abnimmt (Tabelle 12), zeigt sich am Westhang, dass die Schnecken etwa noch gleich lang leben, wenn sie adult geworden sind: auf dem Gipfel dreieinhalb Jahre, im Tal knapp drei Jahre (Tabelle 4, Abbildung 18). Eine Ausnahme macht Probe 2, wo die Schnecken nur halb so alt werden wie auf der untersten Stufe im Tal. Als Adulttier lebt *Arianta* auf dem Gipfel höchstens 11 Jahre, auf dem Talboden 8 Jahre. Im zweiten Adultjahr fällt bei vier Proben ein Defizit auf. Es beruht wohl darauf, dass während des heissen Sommers 1983 viele Schnecken der Hitze zum Opfer fielen. Jedes Jahr werden zwischen 22 und 31% der Schnecken neu rekrutiert. Probe 2 bildet mit 60% eine Ausnahme.

Am Osthang sind die Verhältnisse ähnlich wie am Westhang (Abbildung 19, Tabelle 4), mit dem Unterschied, dass die Individuen vom Gipfel signifikant älter werden als auf den anderen Höhenstufen (Mann-Withney U-Test, $0.008 \geq p \geq 0.0001$). Die anderen Proben unterscheiden sich nicht voneinander, obwohl die Lebenserwartung mit abnehmender Höhe sinkt, wenn auch weniger regelmässig als am Westhang (Tabelle 12). Die Unterschiede zwischen den Proben 8 und 6 sowie zwischen 7 und 6 liegen knapp ausserhalb des Signifikanzbereiches.

In der höchst gelegenen Probe vom Osthang lebt *Arianta* nach Erreichen der Geschlechtsreife im Durchschnitt noch 3.3 Jahre, auf dem Talboden ein Jahr weniger lang. Altersklasse 2 zeigt bei drei Proben ein Defizit. Neu rekrutiert werden pro Jahr zwischen 22 und 45% der Individuen; die durchschnittliche Anzahl einjähriger Adulter liegt in drei von fünf Fällen höher als beim Westhang; auf beiden Gipfeln sind die Anzahlen gleich.

In Probe 11 vom Mittelland machen die Altersklassen 1 bis 3 zusammen 79% aller Individuen aus, in der Probe 12 sind es 92% (Abbildung 20). Obwohl Probe 11 einen Jahrgang mehr zählt und fünfmal mehr Individuen in den Altersklassen 4 bis 7 vorkommen als in Probe 12, sind die Unterschiede nicht signifikant (Tabelle 4). Die e_x -Werte hingegen sind für beide etwa gleich hoch: 3.6 Jahre beziehungsweise 3.4 Jahre (Tabelle 12). Im Durchschnitt lebt eine adulte Schnecke aus dem Zürichberg nach dem Erreichen der Geschlechtsreife noch 2.6 Jahre, am Nussbaumersee 2.2 Jahre.

Vergleich zwischen Westhang und Osthang.

Der Vergleich zwischen Proben von gleicher Höhe ist in Tabelle 15 dargestellt. Die zwei Proben vom Gipfel sind nicht verschieden. Im Höchstalter unterscheiden sie sich zwar um drei Jahre, die Lebenserwartung von 4.4 Jahren im ersten Adultjahr ist aber für beide gleich hoch. Die restlichen vier Vergleiche zeigen Unterschiede: dreimal werden die Individuen am Westhang signifikant älter als ihre Artgenossen auf der Schattenseite. In der Lebenserwartung unterscheiden sie sich ebenfalls. Am Osthang werden die Schnecken nur in einem Vergleich älter als die Artgenossen des Gegenhanges.

Vergleicht man paarweise je zwei verschieden hoch gelegene Proben der zwei Hänge, ergibt dies zwanzig mögliche Vergleiche. In sieben Vergleichen leben die Schnecken tiefer gelegener Plätze am Westhang länger als höher gelegener am Osthang, umgekehrt nur einmal (Tabelle 15). Selbst auf 2500 m am Osthang wird *Arianta* nicht älter als auf den zwei nächsttiefer gelegenen Plätzen am Westhang.

Vergleich zwischen Savognin und Mittelland.

Am Osthang wird *Arianta* nur auf 2500 m älter als im Mittelland (Tabelle 18), wo die Lebenserwartung mit 3.4 Jahren für Probe 11 und 3.6 Jahren für Probe 12 sogar höher ausfällt. Am Westhang sind hingegen nur die Individuen der montanen Stufe gleich alt oder jünger als ihre Artgenossen im Mittelland.

Entgegen den Erwartungen ist die Lebensdauer am selben Hang ab der Geschlechtsreife für alle Proben im Durchschnitt gleich lang, dies obwohl die Lebenserwartungen mit der Höhe über Meer zunehmen. Am Sonnenhang aber lebt *Arianta* im Durchschnitt länger als am Schattenhang. Die Unterschiede zwischen Proben auf colliner und montan-alpiner Stufe sind geringfügig.

Trockene oder kalte Sommermonate können ganze Jahrgänge dezimieren.

Zunahme des Schalengewichts mit dem Alter

Die jährliche Verdickung des Hypostraks um eine Schicht bewirkt eine Zunahme des Schalengewichts mit dem Alter. Sind die Schalen alter Schnecken erkennbar schwerer als junger? Um die starke individuelle Variabilität in der Schalengrösse im Verhältnis zur Gewichtszunahme relativieren zu können, wurde für jede Schnecke ein Schalenindex I berechnet (Pollard 1973, Burla & Stahel 1983):

$$I = \sqrt{\text{Gewicht}} / (\text{Höhe} \times \text{Breite})$$

In aufsteigendem Alter wurden je sechs Indices in eine Gruppe zusammengefasst und davon der Durchschnitt berechnet. Jeder Durchschnitt wurde mit der nächstfolgenden Altersgruppe in einem Kendall- τ Test verglichen; dies ergibt einen Wert τ , der umso grösser ist, je verschiedener die Durchschnitte sind. Ist der τ -Wert kleiner als ein kritischer Wert, kann die Nullhypothese, wonach die Stichproben aus derselben Grundgesamtheit stammen, nicht verworfen werden.

Die Resultate sind in Tabelle 19 enthalten. Auf allen Höhenstufen in den Alpen wird das Schalengewicht mit zunehmendem Alter schwerer (Kendalls τ , $0.05 \geq p \geq 0.0001$). Für das Mittelland sind die Durchschnitte nicht verschieden. Mit dem Schalengewicht kann also bei genügend grossen Proben eine grobe Altersschätzung durchgeführt werden.

Wachstumsgeschwindigkeit und Schalengewicht

Schnecken, die schnell adult wurden, dürften später eine leichtere Schale haben als Schnecken, die länger in der Jugendphase verweilen.

Um grössere Anzahlen zu erhalten, wurden im folgenden die ein- und zweijährigen Adulten zusammengefasst. Für die zweijährigen Adulten ist der jährliche innere Zuwachs gewichtsmässig noch zu gering, als dass damit der Effekt der leichteren Schale bei schnell wachsenden Schalen verwischt werden könnte.

Wie im letzten Kapitel wurde der Kendall- τ Test durchgeführt, mit dem Unterschied, dass jeweils drei statt sechs Indices zusammengefasst wurden. Tabelle 20 enthält die berechneten τ -Werte und für jede Probe die Irrtumswahrscheinlichkeit p . Fünf Proben zeigen signifikante Werte für ein leichteres Schalengewicht ($0.05 \geq p \geq 0.002$), drei liegen knapp ausserhalb des 5%-Niveaus ($0.08 \geq p \geq 0.13$), während bei den restlichen vier, darunter den Proben vom Gipfel, keine Signifikanz nachgewiesen werden konnte.

Ein Trend ist nicht vorhanden. Die signifikanten Werte befinden sich bei Proben tiefer gelegener Höhenstufen. Die klimatischen Verhältnisse in der alpinen Stufe bewirken womöglich eine einheitlich dicke Schale, die es den Schnecken erlaubt, Kälteperioden selbst im Sommer ohne Schaden zu überstehen.

Altersverteilungen aufgrund leer gefundener Schalen oder mit Schalen lebender Tiere?

Bei der Durchführung von Altersbestimmungen der vorliegenden Art stellt sich die Frage, ob die gleichen Ergebnisse auch an leer aufgefundenen Schalen gewonnen werden könnten. Damit wäre man nicht auf eine durch die Aktivität der Schnecken beschränkte Sammelzeit angewiesen, und die Tiere müssten nicht getötet werden.

Um diese Möglichkeit zu testen, wurden bei der Probe 12 fünfzig lebende Schnecken und fünfzig leere Schalen eingesammelt. Für beide wurde eine Altersverteilung aufgestellt (Abbildung 23). Im ersten Fall liegt der Median bei 3.6 Jahren, im zweiten bei 4.3 Jahren (Mann-Whitney U-Test, $p > 0.003$), die Modi bei Altersklasse 4 beziehungsweise bei den Altersklassen 5 und 6.

Die Schalenmorphologie gibt eine Deutungsmöglichkeit. Die dicken Schalen älterer Schnecken halten der Witterung länger stand, Schalen jüngerer Schnecken fallen früher auseinander. Dies würde die vermehrt auftretenden älteren Altersklassen der oberen Altersverteilung erklären.

Andererseits könnten jüngere Altersklassen vermehrt Kleinsäugern und Vögel zum Opfer fallen. Dicke Schalen können schlecht geknackt werden (Reichardt et al. 1985). Wenn dies aber so wäre, müssten in beiden Altersverteilungen etwa gleich viel Individuen in den älteren Altersklassen vorhanden sein.

Beim Nussbaumersee wurden die Schnecken im September gesammelt. Es ist physiologisch denkbar, dass die älteren Schnecken sich im Spätsommer früher vergraben und sich besser unseren Blicken entziehen als die jüngeren Artgenossen. Ähnlich verhältet sich *Viviparus viviparus* im Zürichsee. Im Herbst findet man auf dem Seeboden nur Männchen und jüngere Weibchen, während die älteren befruchteten Weibchen schon vergraben sind (G. Ribi, persönliche Mitteilung).

Diskussion

Altersbestimmung

Für mehrjährige Heliciden mit beschränktem Wachstum wie *Arianta arbustorum* kommen für Altersbestimmungen nach Schalen nur die zwei sich ergänzenden, oben erwähnten Methoden in Frage. Die 'Ring-Methode', das Auszählen der saisonalen Wachstumsunterbrüche, ist nur für Arten zulässig, die zeitlebens wachsen (Comfort 1957). Bestimmungen aufgrund von Schalengrößenverteilungen werden bei *Arianta* mit dem geschlechtsreifen Tier unbrauchbar, zudem entstehen im Jugendalter bei sich überschneidenden Generationen und geringen Anzahlen Schätzfehler, und die jüngsten Altersklassen können nicht unterschieden werden. Bei Arten, die lebenslänglich wachsen, ist die Ungenauigkeit abgeschwächt, doch können ältere Jahrgänge, die nur noch langsam wachsen, voneinander nicht getrennt werden (Haskin 1954, Wilbur & Owen 1964).

Eine Altersschätzung aufgrund der Abnützung des Periostraks (Goodhart 1962, Williamson 1975, 1976) ist nur möglich, wenn das Gebiet, innerhalb dessen eine Altersverteilung vorgenommen wird, homogen ist. Vergleiche zwischen Populationen verschiedener Herkunft verbieten sich. Selbst innerhalb Population dürfte das Areal nie homogen sein. Eine Schale ist im 'home range' der Schnecke verschiedenen Abnützungserscheinungen unterworfen.

Altersverteilungen

Die meisten Altersangaben von Heliciden stammen aus Mitteleuropa und Südengland. Bei *Helix pomatia* werden die Angaben bis zur Geschlechtsreife durchschnittlich mit 2 bis 4 Jahren angegeben (Cadart 1955, Hein 1952 in Pollard et al. 1977, Nietzke 1963), bei *Cepaea sp.* um die zwei Jahre (Cain & Currey 1968, Goodhart 1962, Lamotte 1951, Richardson 1975, Williamson 1976, Wolda 1970) und für *Arianta* mit ein und zwei Jahren (Germain 1930, Künkel 1916, Van Benthem & Jutting 1933). Die durchschnittliche Lebensdauer für *Arianta* wird in unseren Breitengraden zwischen vier und sieben Jahren angegeben (Künkel 1916, Lamotte 1951, Van Benthem & Jutting 1933), mit Angaben bis zu zehn Jahren (Goodhart 1962, Schnetter 1950). Neuere Untersuchungen aus nördlichen Breitengraden lassen ein ähnliches Muster erkennen wie in der vorliegenden Arbeit. In Nordengland benötigen *Cepaea* (Williamson 1979) und *Arianta* (Grime & Blythe 1969) drei Jahre, um adult zu werden, in Skandinavien drei bis vier Jahre für *Arianta* (Andreassen 1981, Terhivuo 1978) und drei Jahre für *Cepaea* (Andreassen 1981). Für das Gesamalter kann auf sechs bis zehn Jahre geschlossen werden (Andreassen 1981, Terhivuo 1978, Williamson 1979). Die Ergebnisse aus der vorliegenden Arbeit stehen in Widerspruch zur Aussage, *Arianta* werde in den Alpen aufgrund der geringen Unterschiede in der Länge der Vegetationsperiode überall gleich alt (Comfort 1957). Latitudinale Vergleiche wurden verschiedentlich an marinen Mollusken vorgenommen. Litorale Arten werden im Allgemeinen in südlicheren Breiten weniger alt und kleiner als im Norden (Newell 1964). An der Westküste Amerikas wird der Prosobranchier *Tegula funebris* weniger alt, wächst langsamer, wird aber kleiner als in Kanada (Frank 1975). Diese Unterschiede werden auf Temperatureffekte und gegen Norden hin erhöhte Unvorhersagbarkeiten für planktische Larven zurückgeführt, wobei Beute- und Populationsdichte sowie Nahrungsangebot ebenfalls regulierend wirken. Schalen von *Callista chione* (Linnaeus, 1758) und *Tivela stultorum* (Mawe, 1823) haben auf südlicheren Breitengraden einen grösseren Zuwachs als auf nördlicheren, und beide

zeigen am selben Ort in 5 bis 10m Tiefe weniger Wachstumsunterbrüche als in 20 bis 50m Tiefe (Hall 1975). *Spisula solidissima* wird in Ufernähe höchstens 11 Jahre, drei Kilometer weiter draussen bis zu dreissig Jahre alt. Bis zum Alter von drei Jahren wächst sie an beiden Orten gleich schnell, verlangsamt aber in Ufernähe anschliessend das Wachstum (Jones, Thompson & Ambrose 1978). In Nordeuropa wird die Muschel *Macoma balthica* kleiner und älter, die Schale dicker als in Kalifornien (Nichols & Thompson 1982). Im Norden sind die Wachstumsunterbrüche eindeutig. Zudem treten wie bei Schnecken auf dem Berggipfel in Savognin auch unechte Wachstumsunterbrüche auf. Dasselbe gilt für den Prosobranchier *Monodonta lineata*, der in England scharf begrenzte Wachstumsunterbrüche hat und dreimal älter wird als in Spanien (Williamson & Kendall 1981). Die Unterschiede in der Lebensdauer bei der basommatophoren Schnecke *Helisoma trivolvis* werden mit der 'life cycle plasticity' (Russel-Hunter 1961) in kälteren Gebieten erklärt (Morris & Boag 1982). Die Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit und dem Zeitpunkt der Geschlechtsreife werden in diesen und anderen Untersuchungen (Comfort 1957, Russel-Hunter 1961, Boag & Pearlstone 1979) mit den abiotischen Faktoren Temperatur und Saisonalität erklärt.

Aehnliche Untersuchungen bei Stylommatophoren sind wenig zahlreich. In England hat *Theba pisana* einen Zweijahreszyklus, am Mittelmeer hingegen, wo sie nur kurz hiberniert, einen ein- bis zweijährigen (Sacchi 1977, Cowie 1982). In den Hohen Tatra wurden bei den Vitriniden *Semilimax kotulae* und *Vitrina pellucida* altitudinal verschiedene Lebenszyklen gefunden. Auf 1000 m Höhe leben beide Arten ein Jahr, 300 und 500 m höher zwei Jahre. Dafür sind die Schalen am Berg grösser als weiter unten am Hang (Uminski 1975). Grössere Unterschiede in der life history sind auf kleinstem Raum bekannt (Potts 1975) und selbst bei polymorphen Arten nachgewiesen (Tuskes 1981).

Sind die Altersverteilungen bei *Arianta arbustorum* mit der Life History Theorie zu erklären?

Nach deterministischem Modell sollten Organismen in einer stabilen Umwelt mit variabler Adultmortalität unter anderem langlebig, iteropar, spät adult sein, während in einem fluktuierenden Milieu kurzlebige, semelpare, früh geschlechtsreife Organismen resultieren sollten (Dobzhansky 1950, Mac Arthur & Wilson 1967, Pianka 1970, Gadgil & Bossert 1970).

In einem fluktuierenden Milieu andererseits, das auf die Jugendmortalität einwirkt, sollten nach stochastischen Modellen langlebige Organismen mit geringem reproduktivem Aufwand und kleineren Gelegen prämiert werden, währenddem in einer stabilen Umwelt kurzlebige Organismen, erhöhter reproduktiver Aufwand und grössere Gelege selektioniert werden sollten (Charnov & Schaffer 1973, Murphy 1968, Schaffer 1974, Stearns 1976).

Für einen langlebigen Organismus wie *Arianta* spielt der Altersaufbau in der zu bestreitenden Strategie insofern eine wichtige Rolle, als das altersspezifische Mortalitätsmuster die "life history patterns" in entscheidendem Masse mitbestimmt (Cody 1971, Michod 1979, Charlesworth 1980, Wilbur et al. 1974). Bei *Arianta* dürfte mit zunehmender Höhe über Meer sowohl die Jugend- als auch die Adultmortalität einschneidend wirken. Ein Adulttier muss mehrmals im Jahr reproduzieren können. In einer variablen Umwelt, wie dies auf dem Berg der Fall ist, läuft ein Organismus Gefahr, seine ganze Nachkommenschaft zu verlieren. Verteilt er diese aber übers Jahr gesehen zeitlich gestaffelt auf mehrere Gelege, erhöht sich die Wahrscheinlichkeit für die Jungen, selber einmal erfolgreich reproduzieren zu können (Slatkin 1974, Gillespie 1974, Stearns 1976, Lacey 1982). Aus der vorliegenden Untersuchung geht hervor, dass *Arianta* mit zunehmender Höhe länger lebt. Die Vergleiche zeigen übereinstimmend mit theoretischen (Wilbur et al. 1974, Dingle & Hegmann 1982) und experimentellen Erwägungen (Cain & Sheppard 1957, Wolda 1970), dass die "life history strategy" als Adaptation an die bestehenden und fluktuierenden Bedingungen der Umwelt, insbesondere der Temperatur und der Photope-

riodik, anzusehen ist. Bei *Arianta* (Baur 1984) und *Cochlicella acuta* (Lewis 1968 in Fretter & Peake 1982) wird die Wachstumsgeschwindigkeit genetisch mitbestimmt. Bei anderen Arten waren sowohl die genetische wie die adaptiv phänotypische Komponente Gegenstand von Untersuchungen (Brown 1979, Hunter 1975a, McMahon 1975a, Russel-Hunter 1961).

Der Umstand, dass allgemeine Aussagen über die Life History Theorie aus Vergleichen zwischen Arten entstanden sind, birgt in sich noch keinen gültigen Nachweis für die Theorie. Arten unter angeblich gleichen Selektionsbedingungen können in ihrer Life History verschieden reagieren (Yom-Tov 1983, Tuskes 1981). Hinter Erklärungsschwierigkeiten (Stearns 1977, 1980) versteckt sich eine Vielfalt ökologischer Strategien, die als Adaptation aus der Beziehung zwischen den demographischen Eigenheiten einer Population und ihrer ökologischen Nische entstehen (Gadgil & Solbrig 1972, Southwood 1977). Eine bessere Methode zum Testen einer Theorie ergibt sich nach Russel-Hunter (1978) im intraspezifischen Vergleich von Populationen (Law 1979, Solbrig & Simpson 1974, McMahon 1974, Stearns & Sage 1980). Im Labor ist *Theba pisana* aus England und dem Mittelmeerraum stets einjährig (Cowie 1984). Derartige Ergebnisse sind unter theoretischen Aspekten keiner genetischen Kontrolle unterworfen (Brown 1978, Southwood 1977). Die Untersuchungen an *Arianta* (Baur 1984) zeigen, dass aus Vergleichen von Extremen, in diesem Fall zwischen Bergspitz und Talboden, eine genetische Komponente nachgewiesen werden kann.

Zusammenfassung

- 1) Im graubündischen Oberhalbstein in der Nähe von Savognin wurden am West- und Osthang je fünf Proben von *Arianta arbustorum* auf die Altersverteilung hin untersucht. Insgesamt wurden 1026 adulte Individuen gesammelt. Zum Vergleich wurden zwei Proben aus dem Mittelland benützt.
- 2) Die Altersbestimmung erfolgte für Subadulte aufgrund der Wachstumsunterbrüche auf der Schale, für Adulte zusätzlich aufgrund der inneren Zuwachsschichten der Schalen. Um die Zuwachsschichten zu zählen, wurden 50µm dicke Dünnschliffe angefertigt. Jede innere Zuwachsschicht entspricht einem Jahr.
- 3) Die Altersverteilungen sind verschieden je Ort, Höhe über Meer und Exposition.
- 4) Die Schale wird mit zunehmendem Alter schwerer. Ihr Gewicht ermöglicht eine Altersschätzung.
- 5) Am Berg werden die Schnecken älter als im Tal und auf der Sonnenseite älter als auf der Schattenseite. Das höchste Alter, das bei Schnecken vom Berg gezählt wurde, betrug 17 Jahre.
- 6) Auf dem Berg benötigt *A. arbustorum* im Durchschnitt fünf Jahre, um adult zu werden, auf dem Talboden und im Mittelland nur zweieinhalb Jahre.

- 7) Sobald die Schnecken erwachsen sind, leben sie im Durchschnitt innerhalb Hang - ob am Berg oder auf dem Talboden - gleich lang. Vergleiche zwischen den Hängen zeigen, dass Schnecken am sonnenexponierten Westhang länger leben als am schattigen Osthang. Die Lebenserwartungen hingegen sind am Berg höher als im Tal.
- 8) Weder im Mittelland noch am Berg ist das Alter, bei dem die Schnecken geschlechtsreif werden, mit der Lebensdauer korreliert.
- 9) Individuen, die früh geschlechtsreif werden, haben eine leichtere Schale als solche, die es später werden.

Abbildungen



Abbildung 1 - Lage der Studiengebiete. 1 = Savognin, 2 = Zürich, 3 = Nussbaumersee.



Abbildung 2: Untersuchungsgebiet Savognin mit den Plätzen 1 bis 5 am Westhang und 6 bis 10 am Osthang.

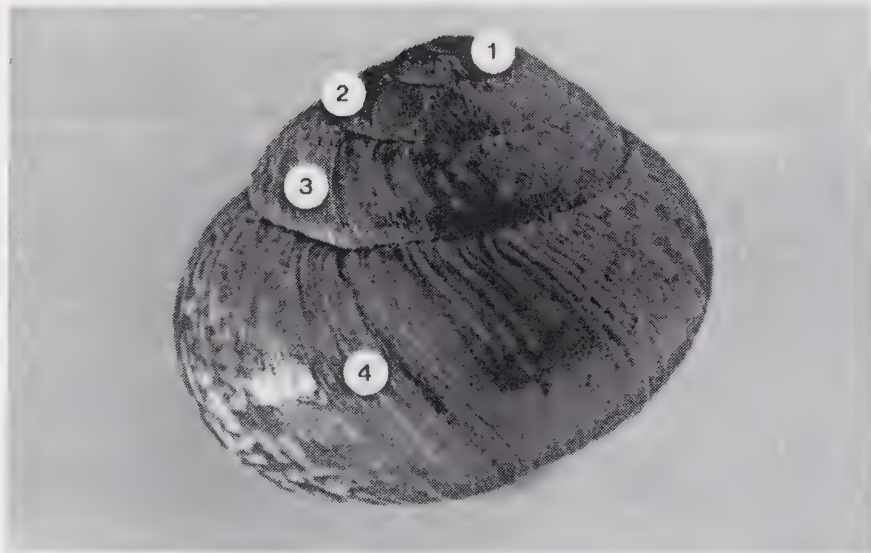


Abbildung 3: Schale von *Arianta arbustorum* aus dem Zürichbergwald (Platz 11, 560m) mit vier winterlichen Wachstumsunterbrüchen.

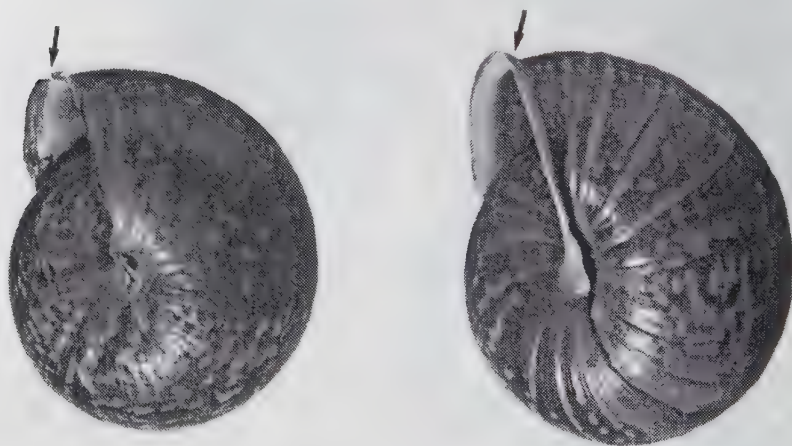


Abbildung 4: Erwachsene Individuen von *Arianta arbustorum* haben einen aufgeworfenen Mundsaum (rechte Schale). Bei den Subadulten ist der Schalenabschluss dünn, ausgefranst und flach (linke Schale).



Abbildung 5: Winterliche Wachstumsunterbrüche einer Schale einer Schnecke vom Lai Tigel (Platz 10, 2480m) ohne Benützung der Kaltlichtquelle. Die Unterbrüche 4 und 7 sind unecht, Unterbruch 6 ist auf diesem Bild nicht erkennbar.

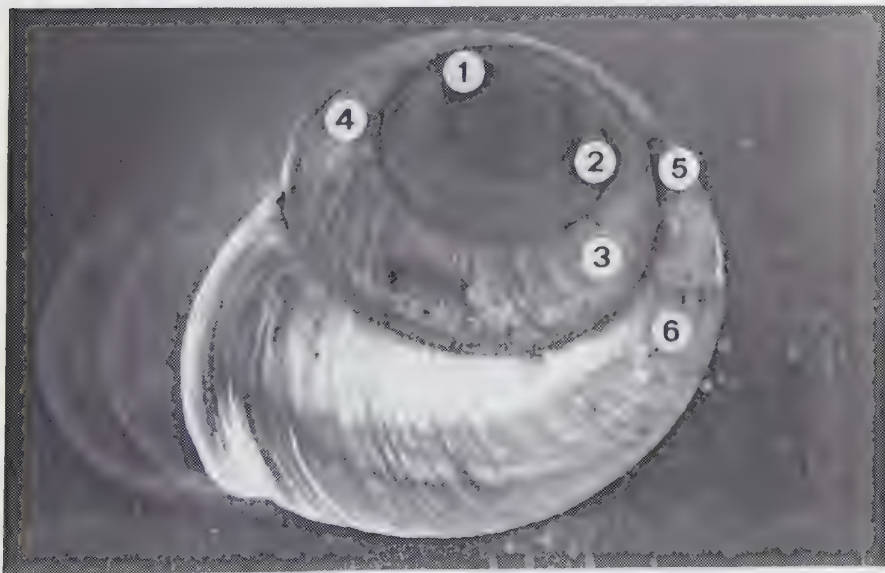
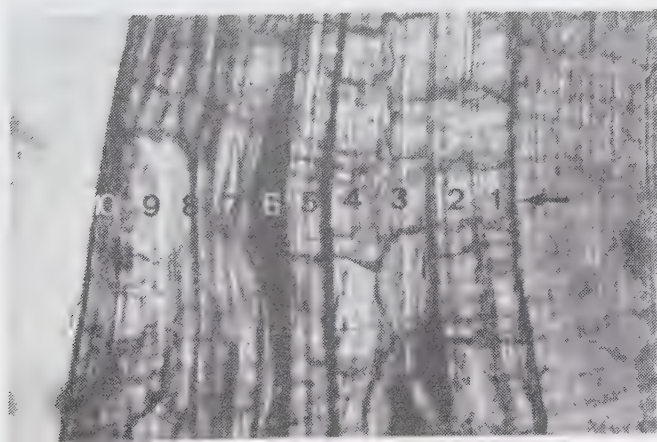
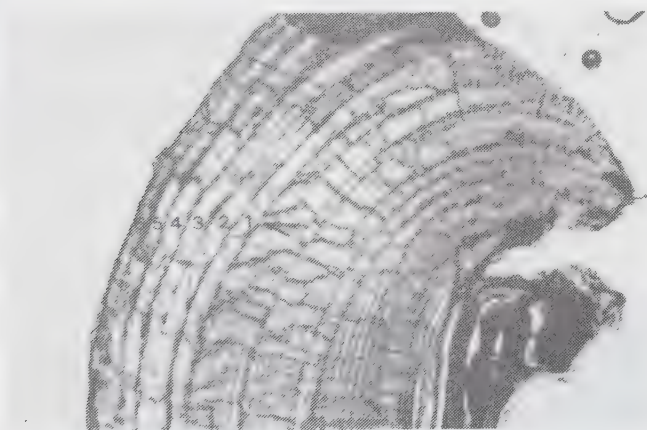
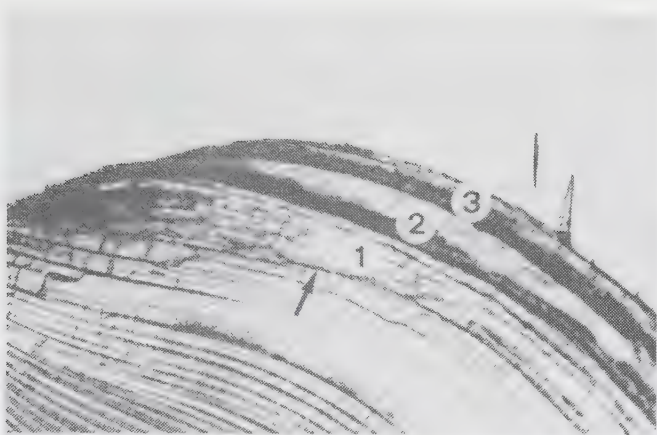


Abbildung 6: Auszählung der winterlichen Wachstumsunterbrüche mittels der Kaltlichtquelle bei der gleichen Schale wie in Abbildung 5. Unter diesem Lichtwinkel sind sechs Unterbrüche zu erkennen, Unterbruch 7 ist schlecht zu sehen.

Abbildung 7 - Dünnschliff einer Schale aus dem Mittelland, die im September 1981 als Subadulte markiert und im Sommer 1984 wiedergefunden wurde. Die Nummern geben die Anzahl Schichten an, der Pfeil den Schalenansatz bis zur Geschlechtsreife ($\times 165$).

Abbildung 8 - Dünnschliff einer Schale von der Probe Rigigns (Platz 9, 2215m) mit gut sichtbaren sechs Schichten ($\times 130$).

Abbildung 9 - Dünnschliff unterhalb des Lippenansatzes einer Schnecke, die im Frühjahr 1977 als erwachsen gesammelt wurde und im Herbst 1982 im Blumenbeet eines Balkons starb (Legat Frau T. Buholzer, Zürich). Die Schnecke wurde nach Erreichen der Geschlechtsreife noch zehn Jahre alt ($\times 205$).



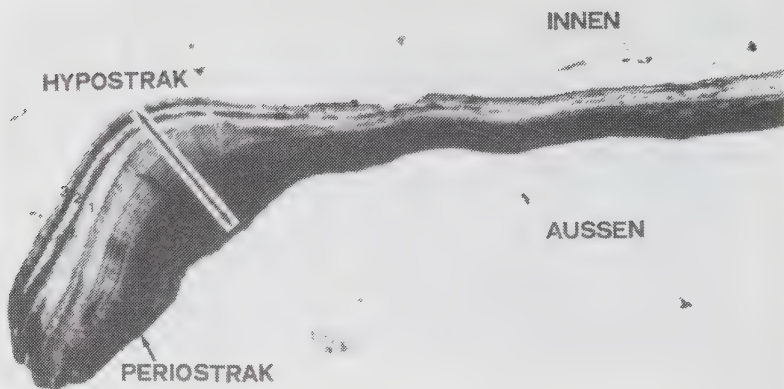


Abbildung 10 - Schalendünnschliff einer Schale aus dem Zürichbergwald (Platz 11). Die Schichten 1 bis 3 verjüngen sich zusehends hinter der Lippe (x 10).

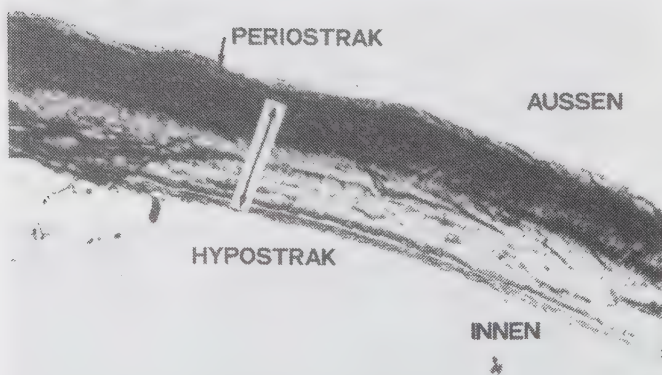


Abbildung 11 - Vergrößerter Ausschnitt derselben Schale wie in Abbildung 10, zirka einen Zentimeter hinter der Lippe. Die Zuwachsschichten sind verschmolzen und einzeln nicht mehr zu erkennen (x 18).

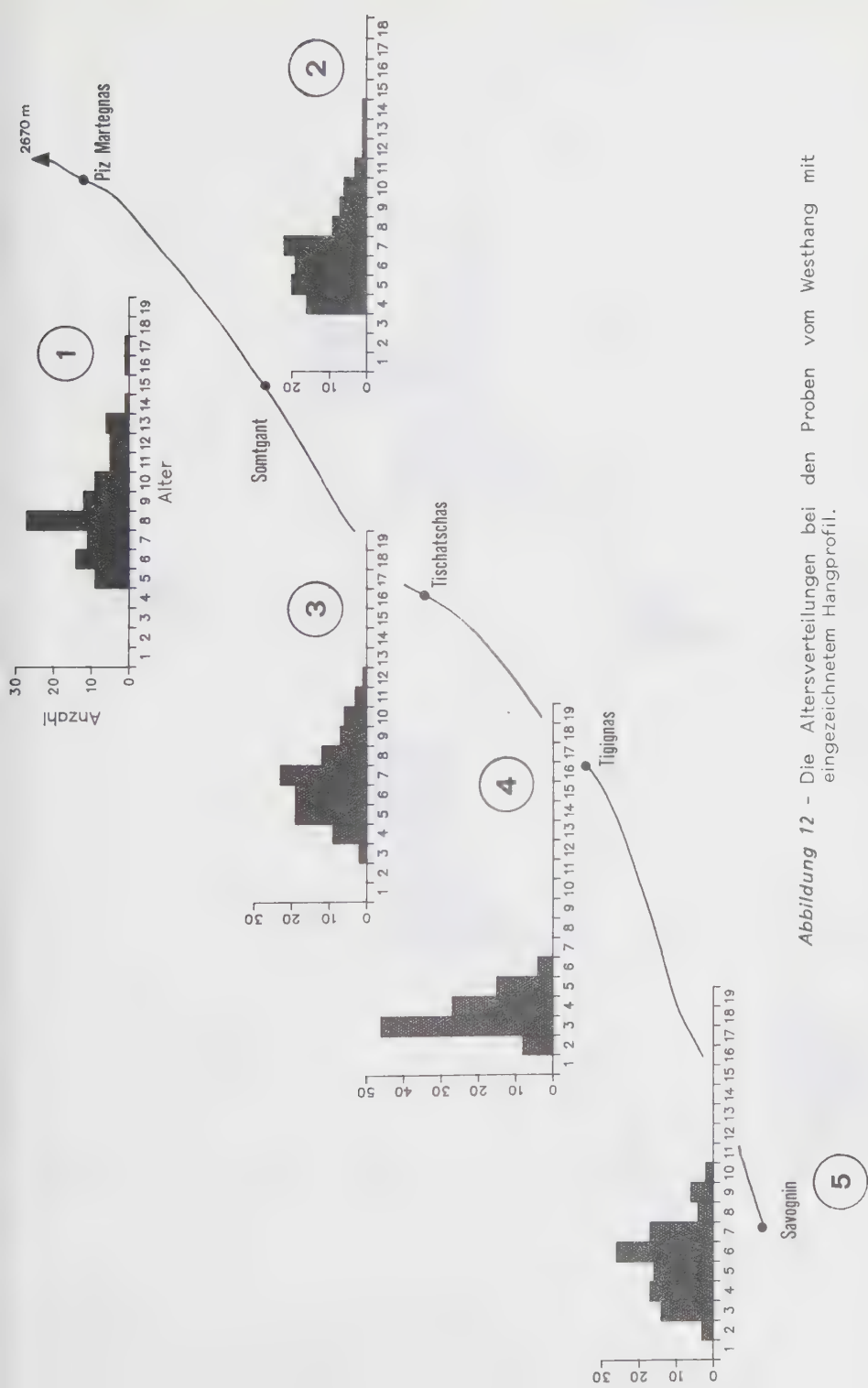


Abbildung 12 - Die Altersverteilungen bei den Proben vom Westhang mit
eingezeichnetem Hangprofil.

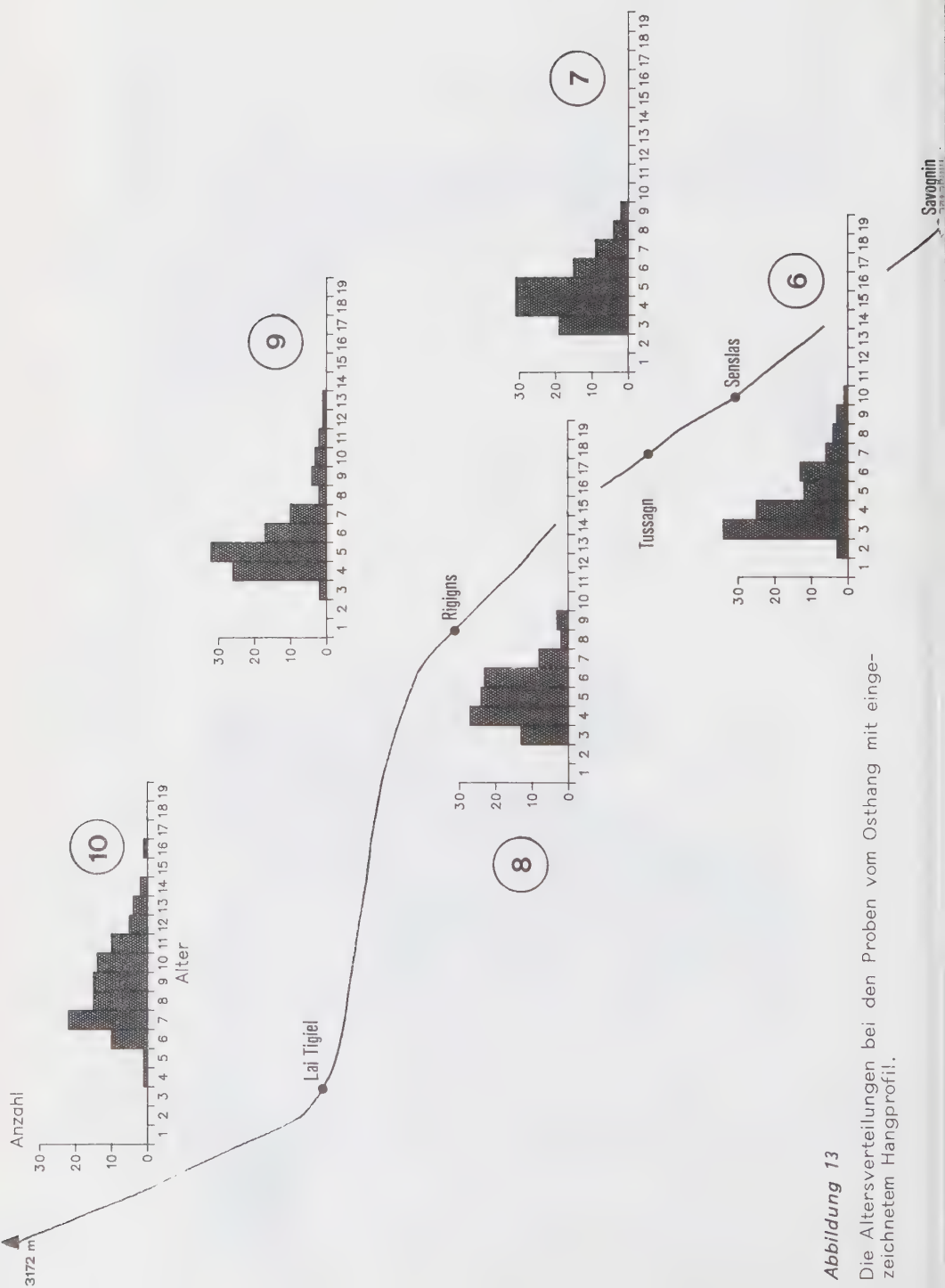


Abbildung 13

Die Altersverteilungen bei den Proben vom Osthang mit eingezeichnetem Hangprofil.

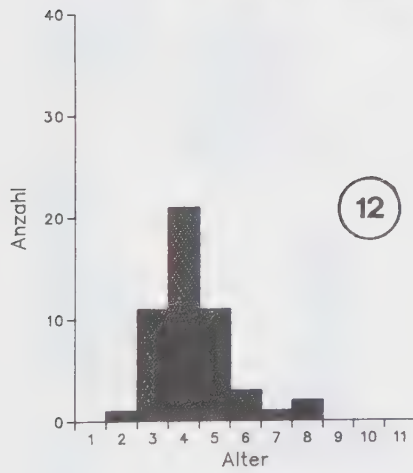
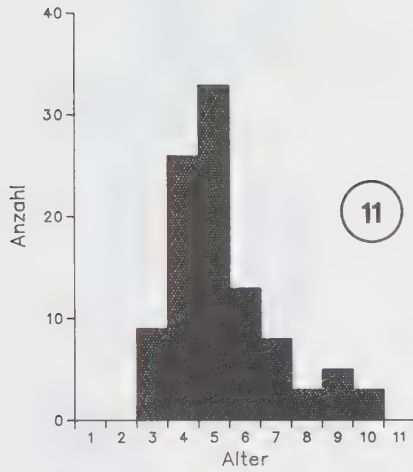


Abbildung 14 - Die Altersverteilungen bei den zwei Proben aus dem Mittel-
land.

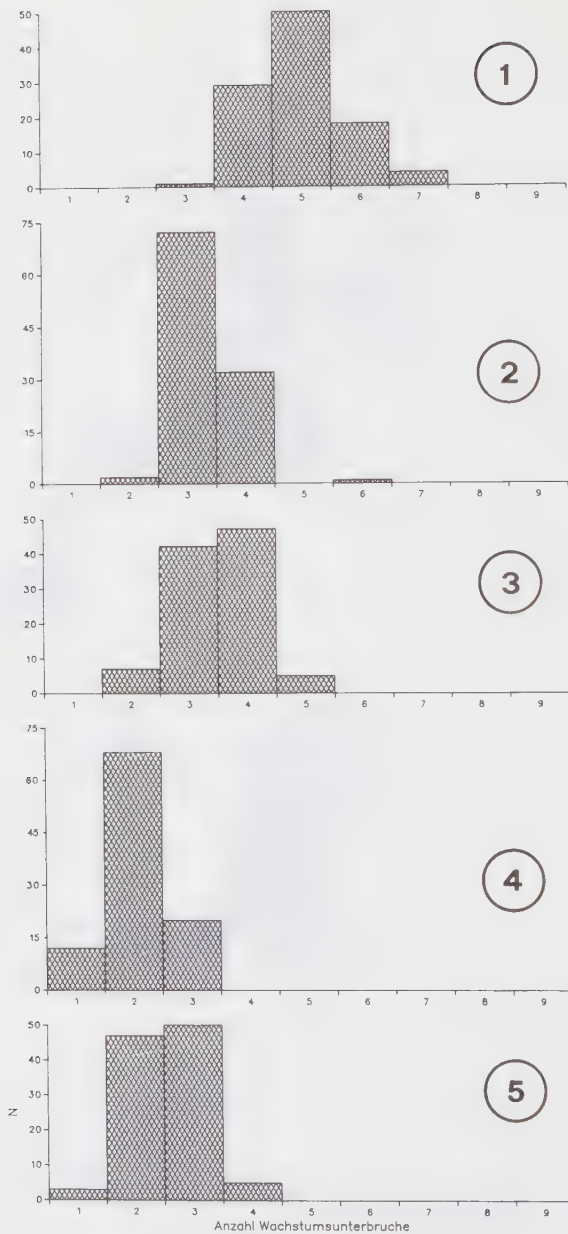


Abbildung 15 - Anzahl winterlicher Wachstumsunterbrüche, die die Dauer des Jugendalters erkennen lassen, in den fünf Proben vom Westhang, an Schalen adulter Schnecken.

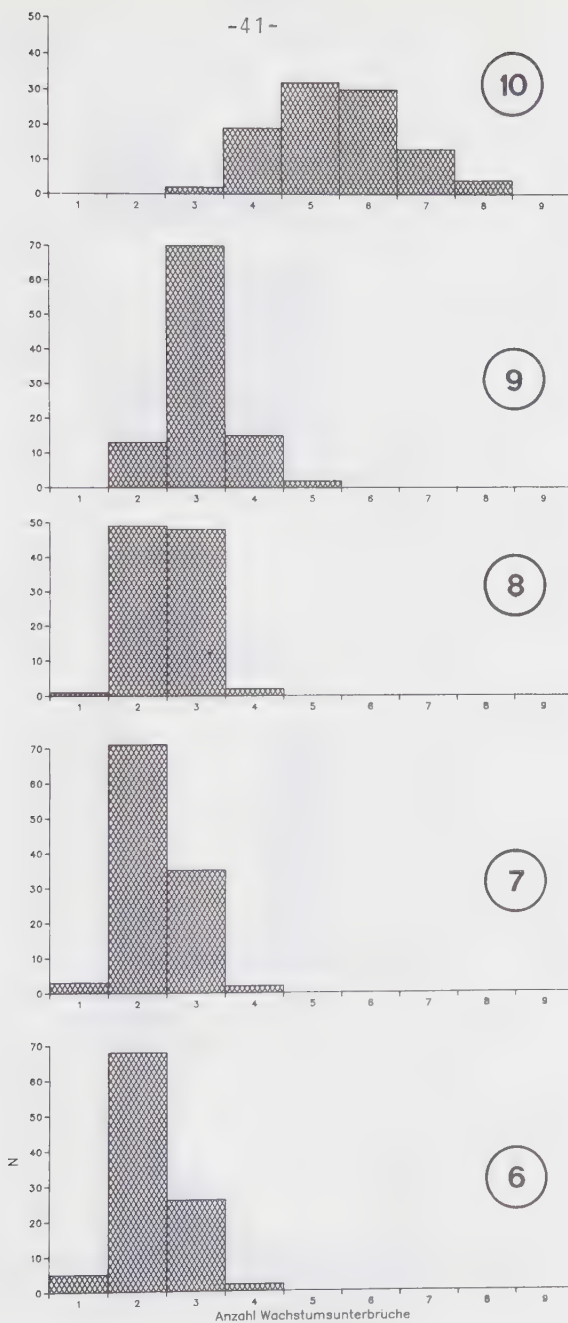


Abbildung 16 - Anzahl winterlicher Wachstumsunterbrüche, die die Dauer des Jugendalters erkennen lassen, in den fünf Proben vom Osthang, an Schalen adulter Schnecken.

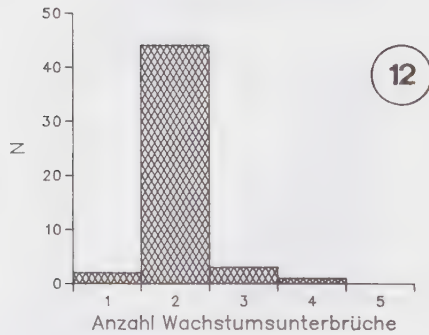
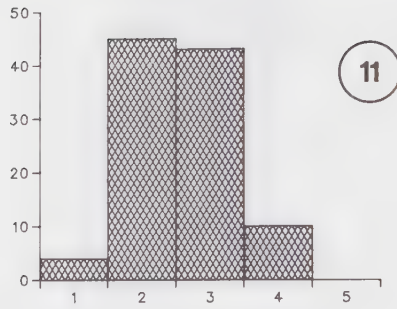


Abbildung 17 - Anzahl winterlicher Wachstumsunterbrüche, die die Dauer des Jugendalters erkennen lassen, in den zwei Proben aus dem Mittelland, an Schalen adulter Schnecken.

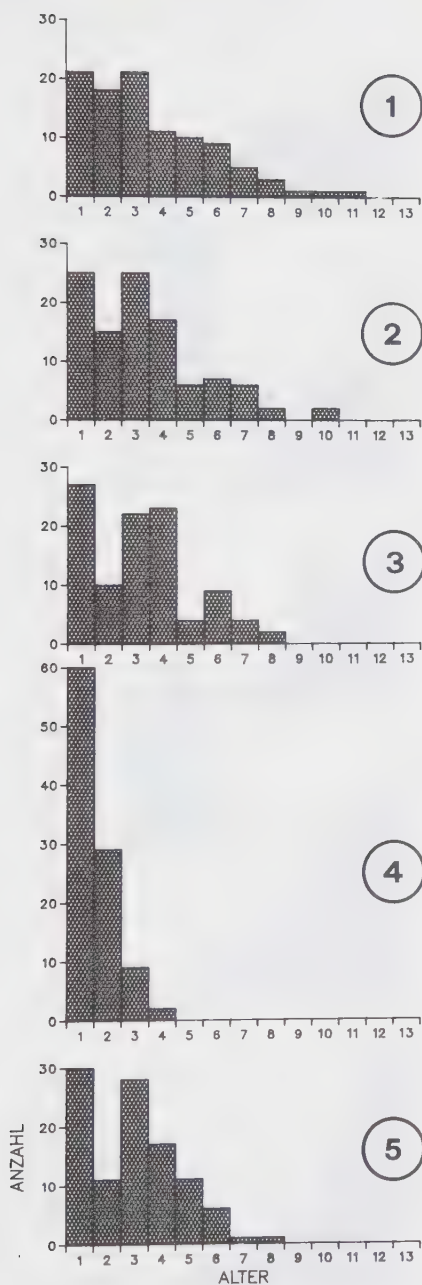


Abbildung 18 - Altersverteilungen ab Geschlechtsreife bei den fünf Proben vom Westhang.

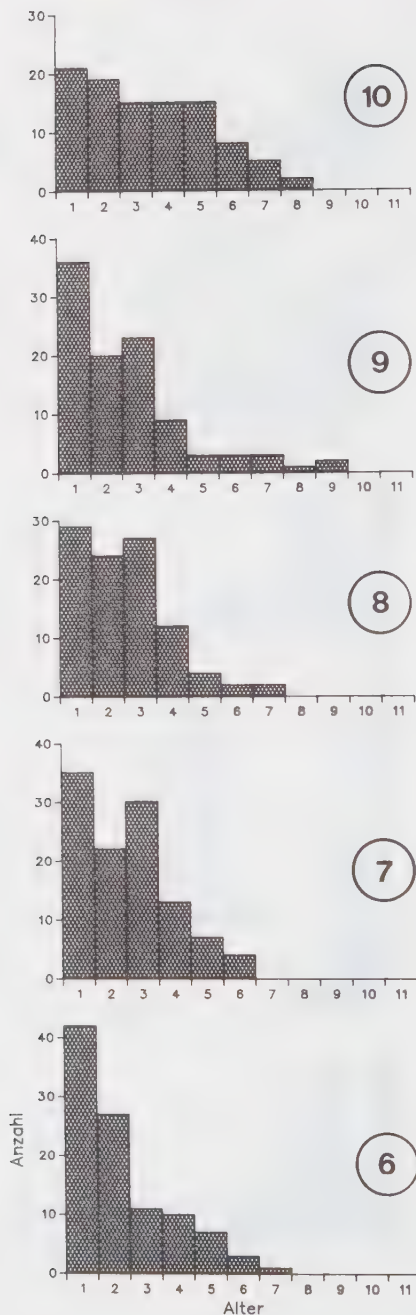


Abbildung 19 - Altersverteilungen ab Geschlechtsreife bei den fünf Proben vom Osthang.

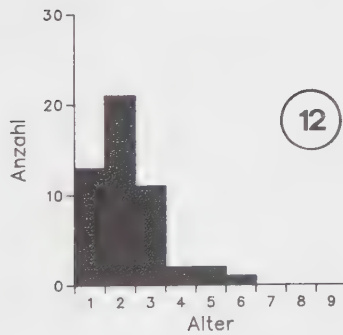
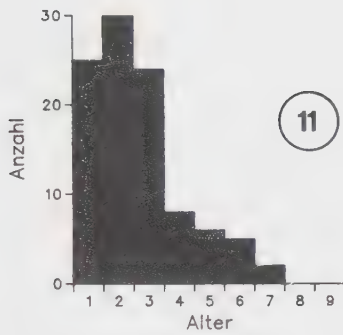


Abbildung 20 - Altersverteilungen ab Geschlechtsreife bei den zwei Proben aus dem Mittelland.

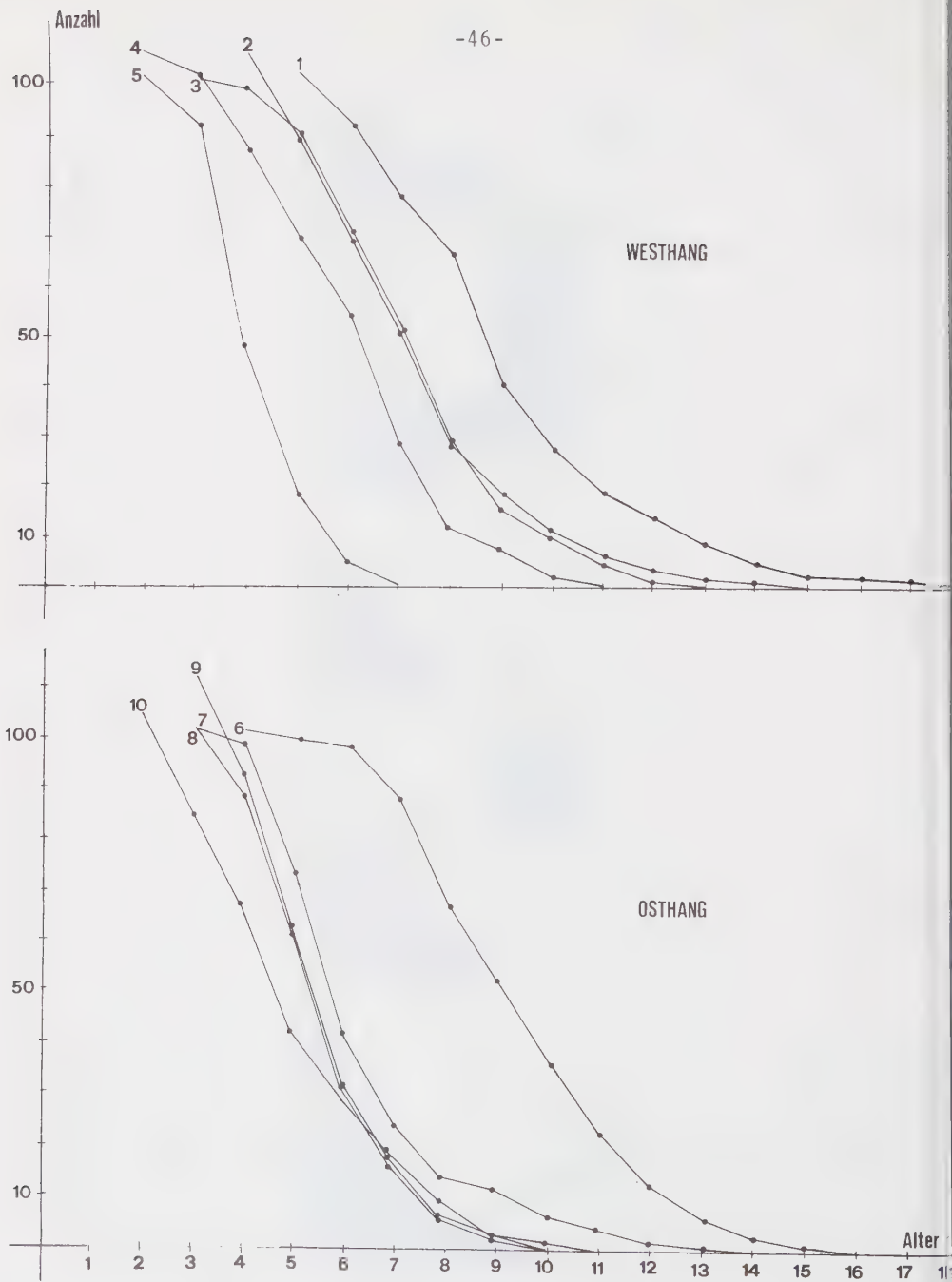


Abbildung 21 - Ueberlebenskurven bei den Proben am Westhang und Osthang.

Anzahl Wachstumsunterbrüche

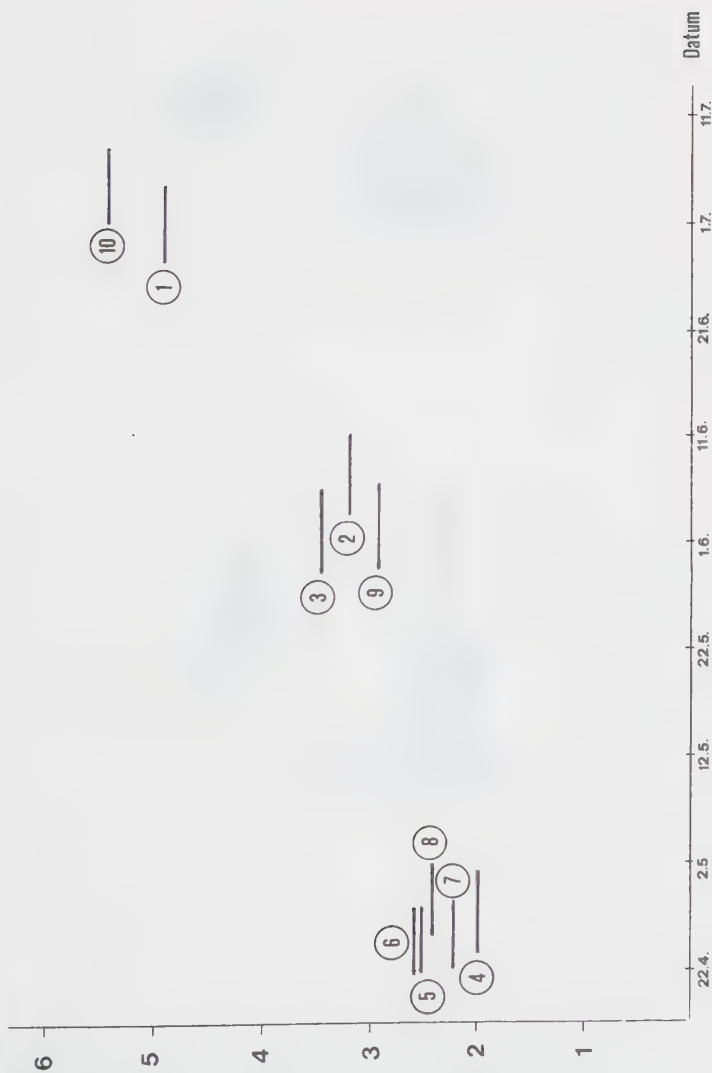


Abbildung 22 - Ausaperungszeit der untersuchten Plätze im Jahre 1983. Die Aufzeichnungen erfolgten aufgrund von photographischen Aufnahmen, die alle vierzehn Tage vom Gegenhang mit einem Teleobjektiv aufgenommen wurden. Die Nummern entsprechen den Probenflächen.

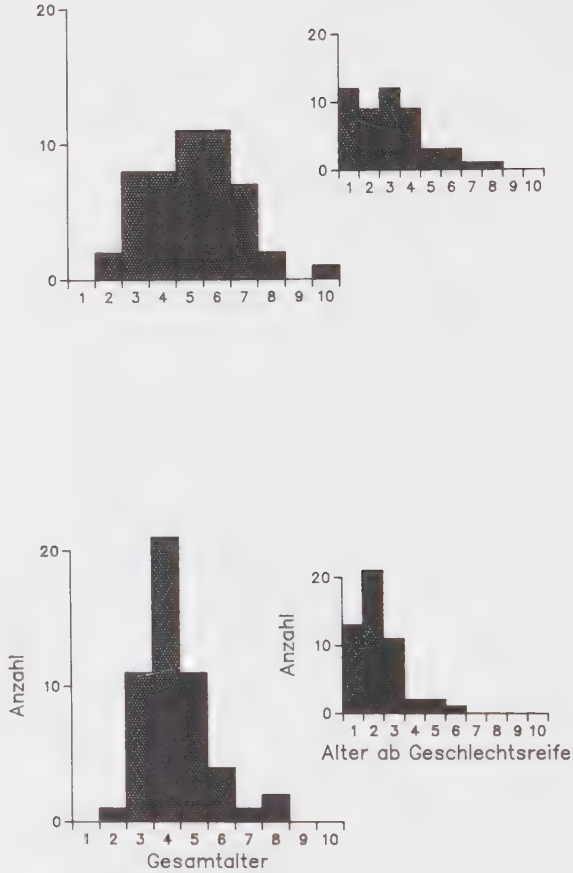


Abbildung 23 - Altersverteilungen bei der Probe vom Nussbaumersee. Für die obere Graphik wurden ausschliesslich leer gefundene Schalen in Betracht gezogen, für die untere Graphik nur Schalen von lebend gefundenen Schnecken.

Tabellen

Tabelle 1 - Höhe über Meer und Fläche der Sammelplätze sowie Anzahl gesammelter Schnecken je Platz.

Platz	Orts- bezeichnung	Höhe über Meer	Höhen- unterschied zwischen zwei Plätzen	Fläche (m ²) der Sammelplätze	Anzahl gesammelter Schnecken
1	Savognin	1210	370	200	105
2	Tigignas	1580	310	150	100
3	Tischatschas	1900	330	270	101
4	Somtgant	2220	390	250	105
5	Piz Martegnas	2610		450	101
6	Savognin	1220	420	100	103
7	Senslas	1640	190	150	111
8	Tussagn	1830	360	240	100
9	Rigigns	2215	290	500	100
10	Lai Tigiel	2480		200	100
11	Zürich	560	125	350	50
12	Nussbaumen	435		300	101
				$\Sigma = 3160$	$\Sigma = 1177$

Tabelle 2 - Paarweiser Vergleich der Altersverteilungen mittels Mann-Whitney U-Test. Die Werte geben die Irrtumswahrscheinlichkeit an, bei der die Nullhypothese, dass die Individuen zweier Proben gleich alt werden, verworfen werden kann. Werte innerhalb Hang sind schwarz umrandet. Für die Individuen von Proben, die älter werden als höher gelegene des Gegenhanges, sind die Kästchen mit einem Stern versehen. Steht der Stern links oben an der Zahl, werden die Individuen am Westhang älter, steht er rechts, diejenigen am Osthang.

[illegible]

Table 3 - Paarweiser Vergleich der Altersverteilungen der Subadulten mittels Mann-Whitney U-Test. Die Werte geben die Irrtumswahrscheinlichkeit an, bei der die Nullhypothese, dass die Individuen zweier Proben gleich viel Zeit benötigen, um adult zu werden, verworfen werden kann. Werte innerhalb 1 sind schwarz umrandet. Für die Individuen von Proben, die älter werden als höher gelegene des Gehänges, sind die Kästchen mit einem Stern versehen. Steht der Stern links oben an der Zahl, werden die Individuen am Westhang älter, steht er rechts, diejenigen am Osthang.

		Westhang					Osthang					Mittelland	
Höhenstufe	5	4	3	2	1	10	9	8	7	6	11	12	
Höhe	2610	2220 .0001	1900 .0001	1580 .0001	1210 .0001	2480 .001	2215 .0001	1830 .0001	1640 .0001	1220 .0001	560 .0001	435 .0001	
Westhang	5/2610		.02										
	4/2220												
	3/1900						★						
	2/1580												
1/1210								★	.006 .0004	.05 .0001	.26 .0001	.62 .0001	
Osthang	10/2480								.0001 .0001	.0001 .0001	.0001 .0001	.0001 .0001	
	9/2215								.0001 .0001	.0001 .0001	.0001 .0001	.0001 .0001	
	8/1830								.01 .0009	.12 .0001	.12 .0001	.0001 .0001	
	7/1640									.31 .0001	.0001 .0001	.001 .0001	
	6/1220										.0001 .0001	.02 .0001	
	11/ 560											.0001 .0001	

Tabelle 5 - Sterbetafel für die fünf Proben am Westhang, angegeben als Ueberlebensrate l_x und Sterberate dx je Altersklasse x (in Anzahlen), prozentuale Sterberate dx/l_x , kumulierte Sterberate $\text{cum } dx$, prozentuale kumulierte Sterberate und die Lebenserwartung ex (nach Southwood 1978). Die Pfeile geben an, bei welchem Alter mindestens die Hälfte der Individuen gestorben ist

Höhe	Alter	l_x	d_x	$\% d_x / l_x$	$\text{cum } d_x$	$\% \text{ cum } d_x$
2610	1					
	2					
	3					
	4					
	5	101	9	8.9	9	8.9
	6	92	14	15.2	23	22.8
	7	78	11	14.1	34	33.6
	→ 8	67	27	40.3	61	60.4
	9	40	12	30.0	73	72.3
	10	28	9	32.4	82	81.2
	11	19	5	26.3	87	86.1
	12	14	5	35.7	92	91.1
	13	9	6	66.7	98	97.0
	14	3	1	33.3	99	98.0
	15	2	0	00.0	99	98.0
	16	2	1	50.0	100	99.0
	17	1				
2220	1					
	2					
	3					
	4	105	16	15.1	16	15.1
	→ 5	89	20	22.5	36	34.3
	6	69	19	27.5	55	52.4
	7	50	22	44.0	77	73.3
	8	28	9	32.1	86	81.9
	9	19	7	36.8	93	88.6
	10	12	6	50.0	99	94.3
	11	6	3	50.0	102	97.1
	12	3	1	33.3	103	98.1
	13	2			104	97.1
	14	1				99.0
1900	1					
	2					
	3	101	2	2.0	2	2.0
	4	99	9	9.1	11	10.9
	→ 5	90	19	21.1	30	29.7
	6	71	19	26.8	49	48.5
	7	52	23	44.2	72	71.3
	8	29	12	41.4	84	83.2
	9	17	7	41.2	91	90.1
	10	10	6	60.0	97	96.0
	11	4	3	75.0	100	99.0
	12	1				
1580	1					
	→ 2	100	8	8.0	8	8.0
	3	92	46	50.0	54	54.0
	4	46	27	58.7	81	81.0
	5	19	15	78.9	96	96.0
	6	4				
1210	1					
	2	105	3	2.9	3	2.9
	3	102	14	13.7	17	16.2
	4	87	17	19.5	34	32.4
	→ 5	70	16	22.6	50	47.6
	6	55	26	47.3	76	72.4
	7	29	17	58.6	93	88.6
	8	12	4	33.3	97	92.4
	9	8	6	75.0	103	98.1
	10	2				

Tabelle 6 - Sterbetafel für die fünf Proben am Osthang

Höhe	Alter	l_x	d_x	$\% d_x / l_x$	cum d_x	$\% \text{ cum } d_x$
2480	1					
	2					
	3					
	4	100	1	1.0	1	1.0
	5	99	1	2.0	2	2.0
	6	98	10	10.2	12	12.0
	7	88	22	25.0	34	34.0
	→ 8	66	15	22.7	49	49.0
	9	51	15	29.4	64	64.0
	10	36	14	38.9	78	78.0
	11	22	10	45.5	88	88.0
	12	12	5	41.7	93	93.0
	13	7	4	57.1	97	97.0
	14	3	2	66.7	99	99.0
	15	1				
2215	1					
	2					
	3	100	2	2.0	2	2.0
	→ 4	98	26	27.6	28	28.0
	5	72	32	44.4	60	60.0
	6	40	17	42.5	77	77.0
	7	23	10	43.5	87	87.0
	8	13	2	15.4	89	89.0
	9	11	4	36.4	93	93.0
	10	7	3	42.9	96	96.0
	11	4	2	50.0	98	98.0
	12	2	1	50.0	99	99.0
	13	1				
1830	1					
	2					
	3	100	13	13.0	13	13.0
	→ 4	87	27	31.0	40	40.0
	5	60	24	40.0	64	64.0
	6	36	23	63.9	87	87.0
	7	13	8	61.5	95	95.0
	8	5	2	40.0	97	97.0
	9	3				
1640	1					
	2					
	3	111	19	17.1	19	17.1
	→ 4	91	31	34.1	50	45.0
	5	61	31	50.8	81	73.0
	6	30	15	50.0	96	86.5
	7	15	9	60.0	105	94.6
	8	6	4	66.7	109	98.2
	9	2				
1220	1					
	2	103	3	2.9	3	2.9
	→ 3	100	34	34.0	37	35.9
	4	66	25	37.9	62	60.2
	5	41	12	29.3	74	71.8
	6	29	13	44.8	87	84.5
	7	16	6	37.5	93	90.3
	8	9	4	44.4	97	94.2
	9	5	3	60.0	101	98.1
	10	2				

Tabelle 7 - Sterbetafel für die zwei Mittellandproben

Höhe	Alter	l_x	d_x	d_x/l_x	cum d_x	% cum d_x
560	1					
	2					
	3	100	9	9.0	9	9.0
	4	91	26	28.6	35	35.0
	5	65	33	50.8	68	68.0
	6	32	13	40.6	81	81.0
	7	19	8	42.1	89	89.0
	8	11	3	27.3	92	92.0
	9	8	5	62.5	97	97.0
	10	3				
435	1					
	2	50	1	2.0	1	2.0
	3	49	11	22.4	12	24.0
	4	38	21	55.3	33	66.0
	5	17	11	64.7	44	88.0
	6	6	3	50.0	47	94.0
	7	3	1	33.3	48	96.0
	8	2				

Tabelle 8 - Demographische Eigenschaften bei den fünf Proben vom Westhang

Platz- nummer	Höhe	Anzahl Altersklassen	Altersbereich	Median
1	1210	9	2 - 10	5.1
2	1580	5	2 - 6	2.9
3	1900	10	3 - 12	6.0
4	2220	11	4 - 14	5.9
5	2610	13	5 - 17	7.6

Tabelle 9 - Demographische Eigenschaften bei den fünf Proben vom Osthang

Platz- nummer	Höhe	Anzahl Altersklassen	Altersbereich	Median
6	1220	9	2 - 10	3.6
7	1640	7	3 - 9	4.2
8	1830	7	3 - 9	4.4
9	2215	11	3 - 13	4.7
10	2480	12	4 - 15	8.1

Tabelle 10 - Demographische Eigenschaften für die zwei Mittellandproben

Platz- nummer	Höhe	Anzahl Altersklassen	Altersbereich	Median
11	560	8	3 - 10	4.5
12	435	7	2 - 8	3.6

Tabelle 11 - Altersverteilung bei den Subadulten aller untersuchten Proben.

Platz- nummer	Anzahl Alters- klassen	Alters- bereich in Jahren	Median (Jahre)
1	4	1-4	2.5
2	3	1-3	2.1
3	4	2-5	3.5
4	5	2-6	3.3
5	5	3-7	5.0
6	4	1-4	2.2
7	4	1-4	2.3
8	4	1-4	2.5
9	4	2-5	3.1
10	6	3-8	5.5
11	4	1-4	2.5
12	4	1-4	2.1

Tabelle 12 - Lebenserwartung $e(x)$ für die Proben am West- und Osthang und diejenigen vom Mittelland.

Platz- nummer	Alters- klasse	ex	Platz- nummer	Alters- klasse	ex
Westhang			Osthang		
1	1	4.4	10	1	4.4
	2	4.1		2	3.8
	3	2.5		3	3.7
	4	3.4		4	2.7
	5	2.6		5	1.7
	6	1.8		6	1.6
	7	1.8		7	1.2
	8	1.7		8	.5
	9	3.0			
	10	2.0			
	11	1.0			
2	1	3.8	9	1	2.3
	2	5.0		2	2.8
	3	2.2		3	1.5
	4	2.0		4	2.0
	5	3.7		5	4.0
	6	2.1		6	3.0
	7	1.3		7	2.0
	8	2.0		8	4.0
	9	.5		9	.5
	10	.5			
3	1	3.3	8	1	3.0
	2	7.1		2	2.5
	3	2.5		3	1.3
	4	1.4		4	1.2
	5	4.5		5	1.5
	6	1.2		6	1.5
	7	1.0		7	.5
	8	.5			
4	1	1.2	7	1	2.7
	2	.9		2	3.0
	3	.8		3	1.3
	4	.5		4	1.4
		5		1.1	
		6		.5	
5	1	3.1	6	1	1.9
	2	6.5		2	1.7
	3	1.8		3	2.5
	4	1.7		4	1.7
	5	1.3		5	1.1
	6	.9		6	.8
	7	1.5		7	.5
	8	.5		8	.5
Mittelland					
11	1	3.6	12	1	3.4
	2	2.0		2	1.3
	3	1.4		3	1.0
	4	2.3		4	2.3
	5	1.8		5	1.3
	6	1.0		6	.5
	7	.5			

Tabelle 13 - Paarweiser Vergleich der Altersverteilungen in Savognin nach dem Mann-Whitney U-Test. Die Werte geben die Irrtumswahrscheinlichkeit p an, bei der die Nullhypothese, es gebe keinen Unterschied in der Alterszusammensetzung der Proben, verworfen werden kann. In der Tabellenmitte sind Proben gleicher Höhenstufen miteinander verglichen: liegen die Werte rechts, werden die Schnecken am Westhang älter, liegen sie links, werden sie am Osthang älter; liegen sie auf der Linie, sind die Altersverteilungen nicht verschieden. Die äusseren Kolonnen geben Höhenstufen an, auf denen Arianta einer tieferen Höhenstufe gleich alt oder älter wird als auf einem höher gelegenen Platz des Gegenhanges.

Westhang								Osthang				
1210	1580	1900	2220	2610	Osthang		Westhang	2480	2215	1830	1640	1220
					2480		.21		2610			
					2215		.002	2220				
					1830		.000	1900		.001		
					1640	.000		1580				
	.000				1220		.000	1210		.97	.05	.005

Tabelle 14 - Paarweiser Vergleich der Altersverteilungen bis zur Geschlechtsreife am Westhang und Osthang nach Mann-Whitney. Erklärungen in Tabelle 13.

Westhang								Osthang				
1210	1580	1900	2220	2610	Osthang		Westhang	2480	2215	1830	1640	1220
					2480		.001		2610			
					2215		.000	2220				
					1830		.000	1900		.000		
					1640	.003		1580				
	.056				1220		.000	1210			.70	.006

Tabelle 15 - Paarweiser Vergleich der Altersverteilungen ab Geschlechtsreife am Westhang und Osthang nach Mann-Whitney. Erklärungen in Tabelle 13.

Westhang								Osthang				
1210	1580	1900	2220	2610	Osthang		Westhang	2480	2215	1830	1640	1220
					2480		.89		2610			
					2215		.006	2220	.60			
					1830		.01	1900	.48	.009		
					1640	.000		1580				
	.000				1220		.002	1210	.14	.04	.06	.07

Tabelle 16 - Paarweiser Vergleich der Altersverteilungen zwischen Savognin und dem Mittelland nach dem Mann-Whitney U-Test. Die Zahlen geben die Irrtumswahrscheinlichkeit an, bei der die Nullhypothese, es gebe keinen Unterschied in der Alterszusammensetzung der Proben, verworfen werden kann. Es sind nur diejenigen Werte eingetragen, bei denen die Individuen aus dem Mittelland gleich alt oder älter werden als höher gelegene am Berg.

	560	435	560	435	
2610					2480
2220			.13		2215
1900			.53		1830
1580	.0001	.0005	.08		1640
1210	.21		.002	.98	1220

Tabelle 17 - Altersverteilungen bis zur Geschlechtsreife: paarweiser Vergleich zwischen den Proben von Savognin und dem Mittelland, nach Mann-Whitney. Gleiche Beziehungen wie in Tabelle 13.

	560	435	560	435	
2610					2480
2220					2215
1900			.12		1830
1580	.0001	.62	.0001		1640
1210	.26		.0001		1220

Tabelle 18 - Altersverteilungen ab Geschlechtsreife: paarweiser Vergleich zwischen den Proben von Savognin und dem Mittelland, nach Mann-Whitney. Gleiche Beziehungen wie in Tabelle 13.

	560	435	560	435	
2610					2480
2220			.44	.62	2215
1900			.76	.28	1830
1580	.0001	.0001	.76	.28	1640
1210	.14		.03	.44	1220

Tabelle 19 - Zunahme des Schalengewichts im Alter. In der mittleren Kolonne sind die nach Kendall berechneten τ -Werte angegeben, rechts die Irrtumswahrscheinlichkeit beim Verwerfen der Nullhypothese, es bestehe keine Korrelation zwischen den beiden Variablen.

Höhe über Meer	τ	p
2610	.46	.01
2220	.50	.004
1900	.61	.0008
1580	.81	<.0001
1210	.35	.04
2480	.36	.05
2215	.77	<.0001
1830	.59	.001
1640	.39	.02
1220	.58	.001
560	.29	.11
435	.05	.83

Tabelle 20 - Korrelation zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Schalengewicht. In der Mitte sind die nach Kendall berechneten τ -Werte angegeben, rechts die Irrtumswahrscheinlichkeit p .

Höhe über Meer	τ	p
2610	.21	.53
2220	.43	.13
1900	.49	.08
1580	.55	.002
1210	.74	.006
2480	.16	.63
2215	.41	.09
1830	.68	.01
1640	.46	.06
1220	.50	.03
560	.25	.38
435	.83	.05

Literaturverzeichnis

- Andreassen, E. M. 1981. Population dynamics of *Arianta arbustorum* and *Cepaea hortensis* in western Norway. Fauna norv. Ser. A, 2, 1-13.
- Baker, R.E. 1968. The ecology of the wrinkled snail, *Helicella caperata* Mont. on the Branton Burrows sand dune system. Proc. Malac. Soc. London 38, 41-54.
- Barker, R.M. 1964. Microtextural variation in Pelecypod shells. Malacologia 2, 69-86.
- Baur, B. 1984. Shell size and growth rate differences for alpine populations of *Arianta arbustorum* (L.) (Pulmonata: Helicidae). Rev. suisse Zool. 91, 37-46.
- Boag, D.A. and P.S.M. Pearlstone, 1979. On the life cycle of *Lymnaea stagnalis* (Pulmonata: Gastropoda) in southwestern Alberta. Can. J. Zool. 57, 353-362.
- Bretos, M. 1980. Age determination in the keyhole limpet *Fissurella crassa* Lamarck (Archaeogastropoda: Fissurellidae), based on shell growth rings. Biol. Bull. (Woolds Hole) 159, 606-612.
- Brown, K.M. 1979. The adaptive demography of four freshwater pulmonate snails. Evolution 33, 417-432.
- Brown, K.M. 1983. Do life history tactics exist at the intraspecific level? Data from freshwater snails. Am. Nat. 121, 871-879.
- Brown, V.K. 1978. Variation in voltinism and diapause intensity in *Nemobius sylvestris* (Bosc.) (Orthoptera: Gryllidae). J. Nat. Hist. 12, 461-472.

- Burla, H. 1984. Induced environmental variation in *Arianta arbustorum* (L.). *Genetica* 64, 65-67.
- Burla, H. and W. Stahel, 1983. Altitudinal variation in *Arianta arbustorum* (Mollusca, Pulmonata) in the Swiss Alps. *Genetica* 62, 95-108.
- Bütikofer, E. 1920. Die Molluskenfauna des Schweizerischen Nationalparks. Denkschrift der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft 55.
- Cain, A.J. 1983. Ecology and Ecogenetics of Terrestrial Molluscan Populations. In: Russel-Hunter, W.D. (Ed.), *The Mollusca*, Vol. 6: Ecology. Academic Press, pp. 597-647.
- Cain, A.J. and J.D. Currey, 1968. Studies on *Cepaea*. III. Ecogenetics of a population of *Cepaea nemoralis* (L.) subject to strong area effects. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B* 253, 447-482.
- Cain, A.J. and P.M. Sheppard, 1954. Natural selection in *Cepaea*. *Genetics* (Princeton, N.J.) 39, 89-116.
- Calow, P. 1983. Life-Cycle Patterns and Evolution. In: Russel-Hunter, W.D. (Ed.), *The Mollusca*, Vol. 6: Ecology. Academic Press, pp. 649-678.
- Charlesworth, B. 1980. Evolution in age-structured populations. Cambridge University Press, Cambridge. 300 pp.
- Charnov, E.L. and W.M. Schaffer, 1973. Life history consequences of natural selection: Cole's result revisited. *Am. Nat.* 107, 791-793.
- Cody, M.L. 1971. Ecological aspects of reproduction. In: Farner and King (Eds.), *Avian Biology*, Academic Press, New York, pp. 462-512.
- Comfort, A. 1957. The duration of life in molluscs. *Proc. Malac. Soc. London* 32, 219-241.
- Cowie, R.H. 1984. The life-cycle and productivity of the land snail *Theba pisana* (Mollusca: Helicidae). *J. Anim. Ecol.* 53, 311-325.
- Crowley, A. 1957. Age determination in *Anodonta*. *J. Conch. Lond.* 24, 201-207.
- Dingle, H. and J.P. Hegmann, 1982. Evolution and Genetics of Life Histories. Springer Verlag, New York. 250 pp.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. *Am. Sci.* 38, 209-221.

- Falkner, G. 1984. Das bayerische Weinbergschnecken-Projekt (Untersuchungen an *Helix pomatia* L.) Mitt. dtsch. malak. Ges. 37, 182-197.
- Favre, J. 1927. Les mollusques post-glaciaires et actuels du bassin de Genève. Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 40, 202-205.
- Frank, P.W. 1975. Latitudinal variation in the life history features of the Black Turban snail *Tegula funebris* (Prosobranchia: Trochidae) Mar. Biol. 31, 181-192.
- Gadgil, M. and W.H. Bossert, 1970. Life historical consequences of natural selection. Am. Nat. 104 (935), 1-24.
- Gadgil, M. and O.T. Solbrig, 1972. The concept of r- and K-selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. Am. Nat. 106 (947), 14-31.
- Germain, L. 1930. Mollusques terrestres et fluviatiles. I. Faune de France 21, 1-477.
- Gillespie, J. 1974. Natural selection for within-generation variance in offspring number. Genetics 76, 601-606.
- Goodhart, C.B. 1962. Variation in a colony of the snail *Cepaea nemoralis*. J. Anim. Ecol. 31, 207-237.
- Grime, J.P. and G.M. Blythe, 1969. An investigation of the relationships between snails and vegetation at the Winnats pass. J. Ecol. 57, 45-66.
- Hall, C.A. 1975. Latitudinal variation in shell growth patterns of bivalve molluscs: implications and problems. In: Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation, Rosenberg and Runcon (Eds.), John Wiley and Sons, pp. 163-175.
- Haskin, H.H. 1954. Age determination in molluscs. Trans. N.Y. Acad. Sci. 16, Series 2, 300-304.
- Hein, G. 1952. Die Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.): Lebensweise, Verbrauch, Handel und Zucht. Z. hyg. Zool. 40, 225-247.
- Hunter, R.D. 1975a. Growth, fecundity, and bioenergetics in three populations of *Lymnaea palustris* in Upstate New York. Ecology 56, 50-63.

- Jones, D.S., I. Thompson and W. Ambrose, 1978. Age and growth rate determinations for the Atlantic Surf Clam *Spisula solidissima* (Bivalvia: Mactracea), based on internal growth lines in shell cross-sections. Mar. Biol. 47, 63-70.
- Kennish, M.J. 1978. Effects of thermal discharges on mortality of *Mercenaria mercenaria* in Barnegat Bay, New Jersey. Env. Geol. 4 (2), 223-254.
- Kilian, R. 1960. Weinbergschnecken, ein Ueberblick über ihre Biologie und wirtschaftliche Bedeutung. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin.
- Künkel, K. 1916. Biologie der Lungenschnecken, Carl Winters Universitätsbuchhandlung, Heidelberg.
- Lacey E.P., Real L., J. Antonovics and D.G. Heckel, 1983. Variance models in the study of life histories. Am. Nat. 122 (1), 114-131.
- Lamotte, M. 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.) Bull. Biol. Fr. Belg., Suppl. 35, 1-239.
- Law, R. 1979. The cost of reproduction in annual meadow grass. Am. Nat. 113 (1), 3-16.
- McArthur, R.H. and E.O. Wilson, 1967. Theory of Island Biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, pp. 203.
- McMahon, D.F. 1975a. Growth, reproduction and bioenergetic variation in three natural populations of a fresh water limpet *Laevapex fuscus* (C.B.Adams). Proc. Malac. Soc. London 41, 331-351.
- McMahon, R.F., R.D. Hunter and W.D. Russel-Hunter, 1974. Variation in Aufwuchs at six freshwater habitats in terms of carbon biomass and of carbon:nitrogen ratio. Hydrobiologia 45, 391-404.
- Mermod, G. 1930. Gastéropodes. Catalogue des Invertébrés de la Suisse 18, 202-207.
- Michod, R.E. 1979. Evolution of life histories in response to age-specific mortality factors. Am. Nat. 113 (4), 531-550.

- Morris, J.R. and D.A. Boag, 1982. On the dispersion, population structure and life history of a basommatophoran snail, *Helisoma trivolvis*, in central Alberta. Can. J. Zool. 60, 2931-2940.
- Murphy, G.I. 1968. Pattern in life history and the environment. Am. Nat. 102, 390-404.
- Newell, G.E. 1964. Physiological Aspects of the Ecology of Intertidal Molluscs. In: Physiology of Mollusca, Vol 1, Wilbur and Yonge (Eds.), Academic Press, New York, pp. 59-81.
- Nichols, F.H. and J.K. Thompson, 1982. Seasonal Growth in the Bivalve *Macoma balthica* near the southern limit of its range. Estuaries 5 (2), 110-120.
- Nietzke, G. 1963. Die Weinbergschnecke. Eugen Ulmer, Stuttgart, 163 pp.
- Oldham, C. 1934. Some albinistic varieties of *Arianta arbustorum*. Proc. Malac. Soc. London 21, 103-108.
- Oosterhoff, L.M. 1977. Variation in growth rate as an ecological factor in the landsnail *Cepaea nemoralis* (L.). Neth. J. Zool. 27 (1), 1-132.
- Peake, J. 1978. Distribution and Ecology of the Stylommatophora. In: Pulmonates, Vol 2A, Systematics, Evolution and Ecology, Fretter & Peake (Eds.), Academic Press, London, pp. 429-526.
- Pianka, E.R. 1970. On r- and K-Selection. Am. Nat. 104, 592-597.
- Pollard, E. 1973. Growth classes in the adult Roman snail (*Helix pomatia* L.). Oecologia (Berl.) 12, 209-212.
- Pollard, E. 1975. Aspects of the ecology of *Helix pomatia* L. J. Anim. Ecol. 44, 305-329.
- Pollard, E., A.S. Cooke and J.M. Welch, 1977. The use of shell features in age determination of juvenile and adult Roman snails *Helix pomatia*. J. Zool., Lond. 183, 269-279.
- Potts, D.C. 1975. Persistence and extinction of local populations of the garden snail *Helix aspersa* in unfavorable environments. Oecologia (Berl.) 21, 313-334.

- Reichardt, A. et al. (1985). Causes of death and possible regulatory processes in *Arianta arbustorum* (L., 1758) (Pulmonata, Helicidae). *Basteria* 49, 37-46.
- Rensch, B. 1932. Ueber die Abhängigkeit der Grösse, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschneckenschalen von den Umweltfaktoren. *Z. Morph. Oek. Tiere* 25 (4), 757-807.
- Rhoads, D.C. and R.A. Lutz, 1980. Skeletal growth of aquatic systems, Vol 1, Biological records of environmental change, Plenum Press, New York, pp. 740
- Rhoads, D.C. and G. Pannella, 1970. The use of molluscan shell growth patterns in ecology and paleoecology. *Lethaia* 3, 143-161.
- Richardson, A.M.M. 1975. Energy flux in a natural population of the land snail, *Cepaea nemoralis*. *L. Oecologia* 19, 141-164.
- Riddle, W.A. 1983. Physiological ecology of land snails and slugs. In: Russel-Hunter, W.D. (ed.), *The Mollusca*, Vol. 6: Ecology. Academic Press, pp. 431-461.
- Roberts, D.J. and R.N. Hughes, 1980. Growth and reproductive rates of *Littorina rudis* from three contrasted sites in North Wales, UK. *Mar. Biol.* 58 (1), 47-54.
- Russel-Hunter, W. 1961. Life cycles of four freshwater snails in limited populations in Loch Lomond, with a discussion of intraspecific variation. *Proc. Zool. Soc. London* 137, 135-171.
- Russel-Hunter, W. 1978. Ecology of Freshwater Pulmonates. In: Pulmonates, Vol 2A: Systematics, Evolution and Ecology, Fretter & Peake (Eds.), Academic Press, London, pp. 335-383.
- Sacchi, C.F. and C. Violani, 1977. Ricerche ecologiche sulle elcidi dunicole della Ria di Vigo (Spagna) (Gastropoda Pulmonata). *Natura*, Milano, 68, 253-284.
- Schaffer, W.M. 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *Am. Nat.* 108, 783-790.

- Schaffer, W.M. 1974. Selection for optimal life histories: the effects of age structure. *Ecology* 55, 291-303.
- Slatkin, M. 1974. Hedging one's evolutionary bets. *Nature* 250, 278-279.
- Schnetter, M. 1951. Veränderungen der genetischen Konstitution in natürlichen Populationen der polymorphen Bänderschnecken. *Zool. Anz., Suppl.* 15, 192-206.
- Solbrig, O.T. and B.B. Simpson. Components of regulation of a population of dandelions in Michigan. *J. Ecol.* 63, 473-486.
- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies ? *J. Anim. Ecol.* 46, 337-365.
- Southwood, T.R.E. 1978. *Ecological Methods*. John Wiley & Sons (Eds.), Chapman and Hall, London, 524 pp.
- Spicher, A. 1980. Geologische Karte der Schweiz, 1:500'000. Hsg. Schweizerische Geologische Kommission, 2. Aufgabe. Staub, R. 1925. Geologische Karte Nr. 97, Avers-Oberhalbstein 1:50'000.
- Spoel, S. van der 1959. Age-determination by winter rings. *Bacteria* 23, 36-38.
- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.* 51, 3-47.
- Stearns, S.C. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8, 145-171.
- Stearns, S.C. 1980. A new view of life-history evolution. *Oikos* 35, 266-281.
- Taylor, J.W. 1914. Monograph of the land and freshwater mollusca of the British isles. Vol. III. Zonitidae, Endodontidae and Helicidae. Leeds: Taylor Brothers.
- Terhivuo, J. 1978. Growth, reproduction and hibernation of *Arianta arbustorum* (L.) (Gastropoda, Helicidae) in southern Finland. *Ann. Zool. Fennici* 15, 8-16.
- Tuskes, P.M. 1981. Population structure and biology of *Liguus* tree snails on *Lignumvitae* Key, Florida. *The Nautilus* 95, 162-169.

- Uminski, T. 1975. Life cycles in some *Vitrinidae* (Mollusca, Gastropoda) from Poland. *Ann. Zool.* 33, 1-16.
- Wilbur, K.M. and G. Owen, 1964. Growth. In: *Physiology of Mollusca*, Vol 1, Wilbur and Yonge (eds.), Academic Press, New York and London, pp. 211-242.
- Wilbur, K.M., D.W. Tinkle and J.P. Collins, 1974. Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. *Am. Nat.* 108, 805-817.
- Williamson, P. 1975. The feeding ecology and energetics of a grassland population of the snail *Cepaea nemoralis* L. Unpublished Ph.D.thesis, Portsmouth Polytechnic.
- Williamson, P. 1976. Size-weight relationships and field growth rates of the landsnail *Cepaea nemoralis* L. *J. Anim. Ecol.* 45, 875-885.
- Williamson, P. 1979. Age determination of juvenile and adult *Cepaea*. *J. Moll. Stud.* 45, 52-60.
- Williamson, P., R.A.D. Cameron and M.A. Carter, 1977. Population dynamics of the landsnail *Cepaea nemoralis* L.: a six-year study. *J. Anim. Ecol.* 46, 181-194.
- Williamson, P. and M.A. Kendall, 1981. Population age structure and growth of the trochid *Monodonta lineata* determined from shell rings. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 61, 1011-1026.
- Wolda, H. 1963. Natural populations of the polymorphic landsnail *Cepaea nemoralis* (L.). *Arch. Neerl. Zool.* 15, 381-471.
- Wolda, H., 1970. Variation in growth rate in the landsnail *Cepaea nemoralis*. *Res. Pop. Ecol.* 12, 185-204.
- Yom-Tov, Y. 1983. Life history tactics in two species of desert snails. *J. Arid Environ.* 6, 39-41.
- Ziegler, W.H. 1956. Geologische Studien in den Flyschgebieten des Oberhalbsteins. *Ecl. Geol. Helv.* 49 (1).

Curriculum vitae

Raboud Christian Jacques von Vionnaz (VS)
wohnhaft in Zürich
geboren am 11. August 1957 in Sierre (VS)

1964 - 1969 Primarschule in Brig

1969 - 1977 Kollegium 'Spiritus Sanctus' in Brig, Matura B

1977 - 1982 Studium in Biologie an der Universität Zürich

Dezember 1982 Diplom

1983 - 1985 Dissertation unter der Leitung von Prof. Dr. H. Burla

1983 - 1985 Assistent am Zoologischen Museum

Bei folgenden Dozenten besuchte ich Vorlesungen oder Uebungen:

G.Bächli, R.Bachofen, E.Batschelet, T.Baumann, W.Berchtold, J.Biegert,
M.Birnstiel, E.Brun, H.Burla, P.S.Chen, P.Christen, C.D.K.Cook,
A.Dübendorfer, C.H.Eugster, R.Furrer, M.Greuter, J.R.Günter, H.R.Hohl,
R.Humbel, H.Jungen, J.Kägi, H.Keller, R.Keller, J.Kohl, S.Kubik,
H.Kummer, R.Marty, B.Nievergelt, H.R.Oswald, D.Rast, H.Rieber, H.Rüedi,
K.Schneider, H.R.Schwarz, R.Staub, A.Steiner, J-D.Tacier, E.Thomas,
D.Turner, I.Walker, H.Wanner, R.Weohner, C.Weissmann, P.Yodzis,
V.Ziswiler.

